

Inhaltsstoffe, Entwicklungsgeschichte
und Bau der Elaiosomen in Beziehung
zu ihrer Ökologie

von

ANDREAS BRESINSKY

1960



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554012_0098

Inhaltsstoffe, Entwicklungsgeschichte und Bau der Elaiosomen
in Beziehung zu ihrer Ökologie.

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Ludwig-Maximilians-Universität
München

vorgelegt
von
Andreas Bresinsky
aus
Augsburg

November 1960



1. Berichterstatter: Prof. Dr. K. Mägdefrau
2. Berichterstatter: Prof. Dr. L. Brauner
Tag der mündlichen Prüfung: 30. November 1960.

I n h a l t

=====

	Seite
I. Einleitung und Problemstellung	3- 4
II. Material und Methoden	4- 11
a) Herkunft des Untersuchungsmaterials	4- 5
b) Extraktion	5
c) Chromatographie	5- 9
d) Kolorimetrische Methoden	9- 10
e) Histochemische Methoden	10- 11
f) Mikrotomtechnik	11
III. Die Inhaltsstoffe	11- 39
1. Fett, Fettsäuren	12- 18
2. Kohlehydrate	18- 28
3. Eiweißkörper	28- 29
4. Vitamine	29- 32
5. Vergleich mit den Inhaltsstoffen anderer myrmekophiler Organe	33- 36
6. Auswertung der Ergebnisse	37- 39
IV. Die Entwicklungsgeschichte	40- 98
1. Die Sarkotesta als Elaiosom	41- 43
2. Elaiosom aus der Chalazaregion	43- 46
3. Elaiosom aus der Raphe	46- 55
4. Elaiosom aus dem Funikulus	55- 59
5. Elaiosom ein Teil des Außenintegumentes nächst der Mikropyle	59 - 67
6. Elaiosom ein Teil des Endosperms	67- 74
7. Elaiosom aus dem Exokarp	74- 80
8. Elaiosom aus dem Fruchtboden	80- 86
9. Sonstige Entstehungsmöglichkeiten	86- 88
10. Auswertung der Ergebnisse	89- 98

V.	Die Histologie	98-126
1.	Abwandelbarkeit der Größe und des Baues innerhalb kleinerer systematischer Einheiten	99-110
2.	Die Futterzellenschicht	111-117
3.	Das Grundgewebe	117-121
4.	Die Trägerzellenschicht	121-122
5.	Das Abschlußgewebe gegen die Verbreitungs- einheit	122
6.	Die Lokalisation der Inhaltsstoffe	122-125
7.	Auswertung der Ergebnisse	125-126
VI.	Diskussion der Ergebnisse	126-128
VII.	Zusammenfassung	129-130
VIII.	Literaturverzeichnis	131-138

Vorliegende Arbeit wurde unter Anleitung von Herrn Prof.Dr.K.MÄGDEFRAU im Botanischen Institut der Universität München durchgeführt. Mein aufrichtiger Dank gilt besonders Herrn Prof.MÄGDEFRAU für die stetige Unterstützung und das große Interesse am Fortgang der Arbeit. Fernerhin bin ich Herrn Prof. Dr.F.BUKATSCH, sowie den Herren Dr.A.HAGER und Dr. M.ZENK für Ratschläge Dank schuldig.

I. Einleitung und Problemstellung

Seit der Monographie SERNANDER's (1906) über die europäischen Myrmekochoren haben sich auch alle nachfolgenden Autoren, wie z.B. ULBRICH (1919), SCHARFETTER (1953), TAKHTAJAN (1959) dafür ausgesprochen, daß die Ameisenverbreitung von Samen und Früchten mittels Elaiosomen eine durch Selektion erworbene, also ökogenetisch (DETTO 1905) entstandene Verbreitungsweise darstellt. In dieser Arbeit soll u.a. jene Meinung überprüft werden, weil die klassischen Ansichten über die anderen Beziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen, wie sie von BELT (1874), MÜLLER (1876, 1880) DELPINO (1886-89), A.F.W.SCHIMPER (1888), KERNER (1891) u.a. vertreten wurden, in den letzten Jahrzehnten weitgehende Revisionen erfahren haben (BAILEY 1954). Die Erscheinung der Myrmekophilie wird meist nicht mehr als Anpassung gewertet, teilweise nicht einmal im Sinne eines Anpassungszustandes (= Ökologismus DETTO 1905), geschweige denn in ökogenetischer Hinsicht.

Für die Beurteilung des ökologischen Verhältnisses zwischen Pflanzen und Ameisen allgemein, hier der Myrmekochorie im Besonderen, soll von der Voraussetzung ausgegangen werden, daß ein Anpassungszustand um so eher verwirklicht ist, je stärker der eine oder beide Partner aufeinander angewiesen sind. Darüber hinaus bildet sowohl die einseitige als auch gegenseitige Angleichung von konstitutionellen Eigenschaften einen wertvollen Maßstab. Das von E.FISCHER für die Enzymchemie eingeführte Bild vom "Aufeinanderpassen der Teile wie Schlüssel und Schloß" kennzeichnet auch die vollkommensten Anpassungsverhältnisse der Lebewesen. Auf

unser Thema angewandt, setzen diese Richtlinien Kenntnisse über die Lebensansprüche und die physiologischen Eigenheiten der Ameisen voraus, die hier - soweit erforscht - zwar ausgewertet, aber nicht Gegenstand weiterer Untersuchungen sein werden. Für die Pflanze hingegen mag der Vorteil einer Verbreitungseinrichtung anerkannt werden. Die Verwirklichung eines besonderen Verbreitungsmodus ist desto eher und ausschließlicher gegeben, je höher die morphologische Spezifität und Tauglichkeit der Verbreitungseinrichtungen hinsichtlich der Verbreitungsfaktoren sind. Die Allgegenwart, Beständigkeit und bei der Zoochorie auch die Abhängigkeit der Verbreitungsagentien bedingen des weiteren mit den vorhin genannten Faktoren den Grad der Effektivität und der Anpassung. Es werden daher folgende Fragen zu lösen sein:

- 1) Inwieweit weisen die Elaiosomen übereinstimmende Züge hinsichtlich ihrer Inhaltsstoffe und ihres Baues auf, und inwieweit fördern oder garantieren diese Eigenschaften die Ameisenverbreitung ?
- 2) Rechtfertigen Ontogenie und vergleichende Morphologie die bisherigen Ansichten über die Ökogenese ?

II. Material und Methoden

a) Das Untersuchungsmaterial wurde größtenteils im Botanischen Garten München-Nymphenburg gesammelt, teilweise auch im anschließenden Schloßpark oder in der weiteren Umgebung. Für die bereitwillige Abgabe von Viola-Samen fast sämtlicher mitteleuropäischer Arten bin ich Herrn Dr. A. Schmidt (Institut für systematische Botanik München) Dank schuldig. Auch

Herr Studienrat Dr.H.Doppelbaur sandte mir dankenswerterweise verschiedene Samen. Herr Ch.Groß machte mich freundlicherweise auf ein Nest der Ameise *Lasius fuliginosus* mit ihrem Pilzsymbionten *Cladosporium myrmecophilum* in der Umgebung von Augsburg aufmerksam.

Für die anatomischen Untersuchungen wurde das Material in Bouin (Paraffintechnik) oder in Formol 4% (Gefriertechnik) fixiert, während die Inhaltsstoffe an frischen Pflanzen nachgewiesen wurden.

b) Die Fett-Extraktion geschah mit der Gorbach-Mikroextraktionsapparatur (GORBACH 1956); Lösungsmittel Äther, Extraktionsdauer mehrere Stunden bei einer Einwaage von 40-60 mg luftgetrockneten Materials. Die Aufbereitung der Elaiosomen für die quantitative Zuckerbestimmung erfolgte durch Zerreiben mit Quarzsand und kochendem Wasser im Porzellanmörser; nach wiederholtem Ausspülen und kurzem Aufkochen konnte eine weitgehende Extraktion der Zucker aus dem zarten Gewebe angenommen werden. Für die Zuckerchromatographie wurden die Elaiosomen auf einem Objektträger in einem Tropfen Wasser gründlich ausgepresst. Zur Prüfung auf Fettsäuren wurde das Material in wässriger Suspension aufgetragen. Zum chromatographischen Nachweis des Vitamin C wurde in HPO_3 (4% in aqua bidest.) extrahiert; auf diese Weise wird die Stabilisation des Wirkstoffes erreicht (LINSKENS 1959).

c) Für viele Stoffe erwies sich die Papierchromatographie als das geeignetste Nachweisverfahren.

Die Fettsäuren wurden in "Umgekehrter Phase" nach der Methode von KAUFMANN und NITSCH (in der Abwandlung von NOWOTNY,

LÜDERITZ und WESTPHAL 1958) aufsteigend chromatographiert. Bei diesem Verfahren müssen die Papiere (SS 2043b) mit Petroleum hydrophobiert werden. Zu diesem Zwecke wurde käufliches Petroleum destilliert; in der bei 190–200°C übergehenden Fraktion wurden die Papiere einige Zeit gebadet. Das Auftragen der wässrigen Extraktsuspension mußte vor der Hydrophobierung vorgenommen werden. Um ein nachträgliches allzu starkes Diffundieren zu vermeiden, wurden um den Startpunkt Bereiche ausgeschnitten, in der Art wie Abb.2 zeigt. Nachdem das überschüssige Petroleum abgetropft war, wurden die Papiere in einer Pflanzenpresse zwischen Filtrierpapier, mit Ausnahme des herausragenden Startbereiches, von der Hauptmenge des Hydrophobierungsmittels befreit; danach solange an einer entsprechend belasteten Apothekerwaage freihängend bei Zimmertemperatur getrocknet, bis der Durchtränkungsgrad 200 mg pro 1g Papier betrug. Als Lösungsmittel leistete Eisessig mit wechselnden Anteilen von Wasser bei Sättigung mit der Kohlenwasserstoff-Fraktion des Petroleums gute Dienste. Bei einem Mischungsverhältnis von Eisessig zu Wasser von 9:1 (v:v) trennten sich die als Testsubstanzen verwendeten C₁₆- und C₁₈-Säuren mit hohen R_F-Werten. Bei einer Zusammensetzung des Lösungsmittels von ca. 8:2 (v:v) fielen die R_F-Werte der nämlichen Säuren bedeutend niedriger aus (vgl. Abb.1); teilweise unterblieb wegen Verschmierung die Auftrennung der ungesättigten Komponenten wie Öl-, Linol- und Linolensäure. Dagegen gelang mit diesem Mischungsverhältnis eine gute Abtrennung der Oxyfettsäuren wie Ricinolsäure (vgl. Abb.2), die $\pm$ dicht der Lösungsmittelfront folgt.

Front

Front



Laufrichtung

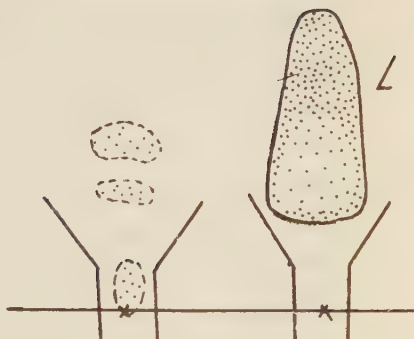
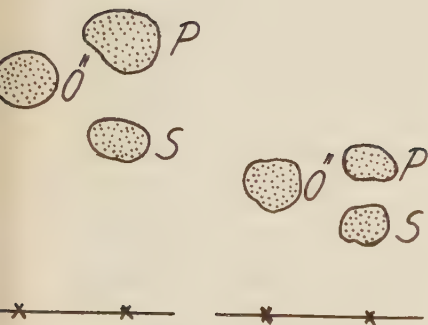


Abb.1: links Öl-, Stearin- und Palmitinsäure mit geringerem Wasseranteil (:1), rechts mit höherem (:2) chromatographiert.

Abb.2: links Ricinolsäure, rechts Linolensäure, die ebenso wie die anderen ungesättigten Fettsäuren Schwänze bildet und kaum steigt. Lösungsmittel: Eisessig:Wasser (8:2) mit Petroleumfraktion 190-200°C bei Raumtemperatur gesättigt.

Die Sichtbarmachung der gesättigten Fettsäuren gelang in der üblichen Weise als Kupferseifen, während die ungesättigten Fettsäuren getrennt durch Osmiumdämpfe geschwärzt wurden (NOWOTNY et al. 1958). Die Osmiumsäure kam 0,1%ig in

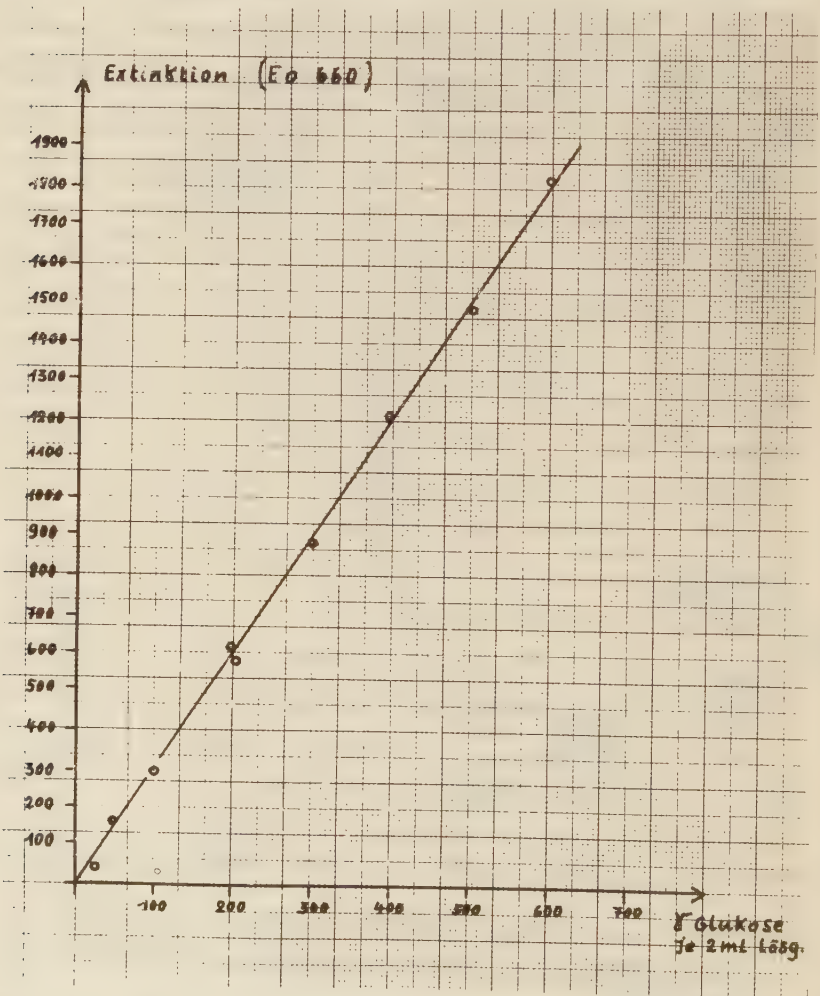


Abb.3: Eichkurve für die Zuckerbestimmung nach Folin und Wu.

2%iger Chromsäure zur Verwendung. Die Chromatogramme wurden in größeren Glasgefäßen ca. 12 Stunden den von dieser Lösung (in geöffneter brauner Flasche) erzeugten Dämpfen ausgesetzt.

Die Zucker wurden absteigend in n-Butanol-Äthanol-Wasser (4:1:5) und Zusatz von Ammoniak im Durchlaufchromatogramm (48 Stunden, SS 2043b) getrennt. Die Aldosen wurden mit Anilin-Phtalsäure sichtbar gemacht, die Ketosen und Oligosaccharide im getrennten Arbeitsgang mit Harnstoff-Salzsäure bzw. ammoniakalischen Silbernitrat nachgewiesen.

Die Chromatographie des Vitamin C erfolgte auf SS 2043b aufsteigend mit n-Butanol-Eisessig-Wasser (4:1:5). Nach gründlichem Trocknen der Papiere bei Zimmertemperatur fand die Entwicklung mit Dichlorphenolindophenolreagens statt. Eine Störung durch ebenfalls reduzierende Zucker konnte ausgeschlossen werden, da der Testsubstanz Glukose und Saccharose beige-mengt wurden.

Das auf Vitamin B₁ zu prüfende Material wurde direkt auf dem Papier (SS 2043b) mittels eines sauberen Nickelspatels ausgepreßt. Als Lösungsmittel diente i-Butanol-Pyridin-Wasser (3:2:5) bei einer Laufzeit von 12-16 Stunden, aufsteigend. Die Flecken fluoreszierten im UV-Licht nach Besprühen mit einem Gemisch von 0,5 n methanolischer NaOH und 1%iger Kaliumhexacyanoferrat (III)-Lösung (25:1). Die näheren Angaben zu den einzelnen Methoden sind LINSKENS (1959) entnommen worden.

d) Die quantitativen Zuckerbestimmungen wurden nach dem Verfahren von FOLIN und WU (1920 und 1929) mit dem Beckmann-Photometer ($E_0=660$) gegen den Blindwert der verwendeten Lösungen (ohne Zucker) vorgenommen. Aus der in Abb. 3 wieder-

gegebenen Eichkurve ließ sich zu den ermittelten Extinktionen die entsprechende Zuckermenge entnehmen.

e) Histochemische Methoden gelangten für den Nachweis von Fett (mit Sudan III), Eiweißkörpern (Jodjodkali und Millon's Reagens), Stärke (Jodjodkali, daneben auch polarisations-optisch) und schließlich von Vitamin B₁ zur Anwendung. Der letztere gelingt fluoreszenzoptisch nach Durchführung der Thiochromreaktion (BUKATSCH 1941). Die Untersuchungsobjekte

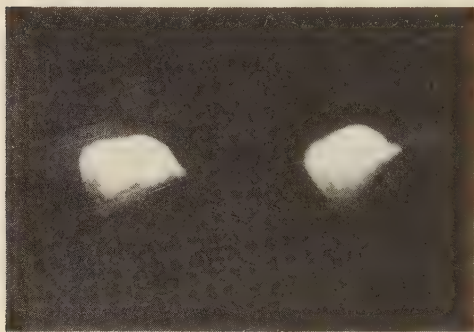


Abb.4: Fluoreszenz der Elaiosome von *Claytonia sibirica* nach ausgeführter Thiochromreaktion (Totalpräparate).

wurden total oder leicht angeritzt in ein Gemisch von 0,5 n methanolischer NaOH und 1%iger Kaliumhexacyanoferrat(III)-Lösung längere Zeit inkubiert und darauf mit dem Fluoreszenzmikroskop gegen die unbehandelten Objekte verglichen; bei Vor-

handensein von B₁ in genügend hohen Konzentrationen leuchteten die Elaiosomen hellblau (Abb.4), während die unbehandelten schwächere oder fehlende Eigenfluoreszenz aufwiesen. Mit Natriumdithionid ist die Fluoreszenz löschbar, genau ebenso wie die typische Thiochromfluoreszenz. Parallel durchgeführte Chromatographie wurde des öfteren zur Unterstützung des histochemischen Nachweises herangezogen (Abb.11). Ob die erwähnte blau-grüne Eigenfluoreszenz der Elaiosome auf freies

Z. 0. Z.

heiten über Strecken bis 70 m zu verschleppen. Das alles weist auf Inhaltsstoffe in den Elaiosomen hin, die für die Ameisen als Nahrungs- oder als Geschmacks- und Genußstoffe besonderen Wert besitzen. Die ersten umfangreichen Untersuchungen über die Inhaltsstoffe verdanken wir SERNANDER (1906).

1) Fett, Fettsäuren.

Der letztgenannte Autor fand als regelmäßigen Bestandteil der Elaiosomen fettes Öl und schloß daraus in Verbindung mit seinen Experimenten, daß eigentlich dieses die Ameisen zum Samentransport veranlasse. Daraus erklärt sich auch der von ihm geprägte Name Elaiosom ($\epsilon\lambda\alpha\iota\omicron\nu = \text{Öl}, \sigma\omega\mu\alpha = \text{Körper}$).

Der Fettgehalt ist, wie schon das histologische Bild zeigt, bei den verschiedenen Arten sehr unterschiedlich. Manchmal erscheint das ganze Elaiosom mit Fett vollgestopft (Knautia), in anderen Fällen beschränken sich die Öltropfen nur auf einige Gewebeteile (Adonis), und bei wenigen Arten gibt das Elaiosom überhaupt keine Fettreaktion (Melica und Veronica hederifolia). Über das Vorkommen von Fett klärt die Tabelle 1 auf. Quantitative Fettbestimmungen ergaben für Corydalis cava (Samenelaiosom) und Knautia arvensis (Fruchtelaiosom) folgende Zahlen:

Art	Trockengew./100 El.	Fettgeh./100 El.
Corydalis cava	28,2 mg	3,3 mg
Knautia arvensis	13,4 mg	3,7 mg

Tab.1: Fettgehalt der Elaiosomen.

Vitamin B₂ zurückgeht, konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Hier führte auch die Chromatographie nicht zum Ziele; denn jedesmal nach ihrer Durchführung (im gedämpften Licht und den für B₂ angegebenen Lösungsmitteln (LINSKENS 1959)) war die am Start noch zu beobachtende Eigenfluoreszenz zerstört.

f) Wegen des außerordentlich starken Gegensatzes zwischen den Geweben des harten Samens bzw. der Frucht und dem weichen, recht wasserhaltigen Elaiosom mußten besondere Schneidemethoden angewandt werden. Von reifen Stadien konnten nur mit dem Gefriermikrotom unter Anwendung der Messertiefkühlung einigermaßen befriedigende Schnitte hergestellt werden. Im allgemeinen wurden die formolfixierten Objekte 24 Stunden gewässert und nach der Methode von Gaskell-Gräff (ROMEIS 1948) in Gelatine (letzte Stufe 25%ig) eingebettet. Um die Ontogenie der Elaiosomen zu verfolgen, war es notwendig, Serienschnitte nach der üblichen Paraffineinbettungsmethode herzustellen (ROMEIS 1948). Die Färbung der Schnittserien wurde mit Eisenhämatoxylin und Chromotrop 2R als Gegenfärbung vorgenommen. Seltener genügte eine einfache Tüngierung mit Bismarckbraun.

III. Die Inhaltsstoffe

SERNANDER (1906) konnte aufgrund vieler direkter Naturbeobachtungen und 287 Versuchen zeigen, daß Elaiosome auf Ameisen eine anziehende Wirkung ausüben. Nach seinen Berechnungen ist ein Staat der Roten Waldameise (*Formica rufa*) fähig, innerhalb einer Vegetationsperiode 36 000 Verbreitungsein-

Die Beobachtung verschieden alter Stadien zeigt, daß die Lipoidtröpfchen erst an völlig ausgewachsenen Elaiosomen auftreten. Deshalb ergeben nur die reifen Elaiosomen vergleichbare Ergebnisse. So wurde in den Samenanhängen völlig ausgereifter Samen von *Galanthus* im Gegensatz zu SERNANDER reichlich Fett festgestellt. Auch bei *Chelidonium* gelingt der Lipoidnachweis mit Sudan erst in sehr späten Phasen der Samenentwicklung. In Elaiosomen jüngerer Samen machte sich eine Rotfärbung der Lipoidtröpfchen erst nach Anwendung von stark salzsaurem Sudan bemerkbar. Aus SERNANDER's eigenen Versuchen geht bereits hervor, daß Fett an sich nicht das Phänomen der Myrmekochorie zu erklären vermag. Dies kann an folgenden Beispielen erläutert werden.

Die heterokarpe *Fedia cornucopiae* (vgl. Abb. 75) zeigt unter anderem Elaiosomen-, Schalen- und Flügel Früchte. Aber nur die Elaiosomenfrüchte sind nach SERNANDER myrmekochor, obgleich alle drei Fruchttypen Fett an der nämlichen, allerdings unterschiedlich stark bauchig aufgetriebenen Stelle speichern. Hier muß eine ungleiche qualitative Zusammensetzung der Fette für den unterschiedlichen Myrmekochoriegrad verantwortlich gemacht werden. Bei *Melica nutans* (und anderen Arten der Gattung) sowie bei *Veronica hederifolia* besitzen die anscheinend fettfreien Elaiosomen eine ungewöhnlich hohe Verbreitungseffektivität (vgl. Abb. 5).

Nun ist von zoologischer Seite (DETHIER 1947) bekannt, daß niedere Fettsäuren, wie Propion-, Butter-, Capron-, Capryl- und Caprinsäure, aber auch Laurin-, Myristin- und Valeriansäure und von den ungesättigten weiterhin Öl- und Linolsäure, auf Insekten allgemein eine recht beträchtlich

anziehende Wirkung ausüben.

Deshalb wurden die Elaiosomen auf freie Fettsäuren geprüft. In erster Linie interessierte mich das Elaiosom von *Melica*, weil SERNANDER überhaupt keine Inhaltsstoffe, mit Ausnahme ganz vereinzelter Lipoidtröpfchen, feststellen konnte. Zwar gibt ULBRICH (1919) Stärke für die *Melica*-Elaiosomen an, doch geht diese mit Sicherheit hier ab. Auch die Sudanreaktion fiel stets negativ aus. Wenn also lipoide Stoffe überhaupt eine Rolle spielen sollten, mußten sie im *Melica*-Elaiosom als freie Fettsäuren vorliegen, die mit Sudan keine Färbung ergeben. Die Chromatographie zeigte, daß tatsächlich eine gesättigte Karbonsäure mit dem R_f -Wert von 0,62 enthalten ist. Darüberhinaus konnte auch stets eine ungesättigte lipophile Substanz, deren R_f -Wert zwischen 0,73 und 0,80 schwankte, nachgewiesen werden. Es handelt sich auch bei letzterer sehr wahrscheinlich um eine Fettsäure, doch läßt es sich nicht mit Sicherheit behaupten, da die Osmiumsäurereaktion nur die Doppelbindung, nicht aber die Karboxylgruppierung der Säure charakterisiert. Sollte diesem Befund überhaupt eine ökologische Bedeutung zukommen, so mußte sich zumindest eine der bezeichneten Fettsäuren in anderen Elaiosomentypen wiederfinden lassen; in allen geprüften wirksamen Elaiosomen trat in der Tat immer wieder die gleiche ungesättigte Komponente, und zwar ausschließlich, auf, so bei *Viola odorata*, *V. elatior*, *V. ambigua*, *V. lutea*, bei *Euphorbia palustris* und *Melampyrum nemorosum*. Nun galt es, die mit elaiosomenähnlichen Anhängen zwar versehenen, aber nicht myrmekochoren Samen zu untersuchen, um die biologische Rolle des Stoffes wahrscheinlicher zu machen; in den Samenanhängen

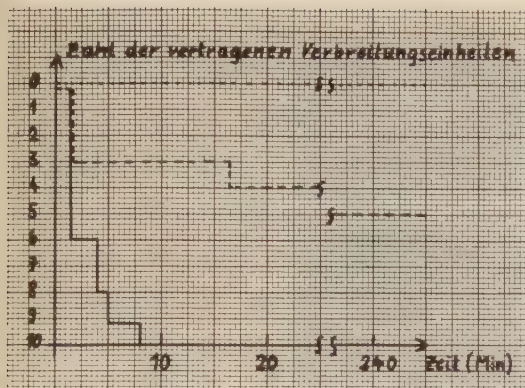


Abb. 5: Myrmekochorie bei *Melica maior*
 anemochore Verbreitungseinh.
 ----- myrmekochore Verbreitungseinh.
 — ohne Elaiosom
 — mit Elaiosom
 jeweils 10 Samen in eine Ameisenstraße
 gez.nach Vers.-Zahlen SERNANDER's.

von *Colchicum spec.*
 und *Luzula campestris*
 ließen sich nicht
 einmal Spuren nach-
 weisen.

Da die gesättigte
 Fettsäure auf die
Melica-Elaiosomen
 beschränkt zu sein
 scheint, wurde nur
 für die ungesättig-
 te nach einem ver-
 gleichbaren Stoff
 gesucht. Dieser
 wurde in Form der
 mit einer Oxygruppe

versehene Ricinolsäure gefunden. Die Abb. 6 zeigt gut die
 identischen R_f -Werte. Diese Art der Analyse läßt jedoch lei-
 der keine eindeutige Aussage zu, zumal im Bereich der unsi-
 cheren und wenig gebräuchlichen Fettsäurechromatographie.
 Die Ricinolsäure ist eine verhältnismäßig selten vorkommen-
 de Verbindung, die früher nur aus dem Samenfett von *Euphorbia*-
 ceen wie *Ricinus* und *Euphorbia* bekannt war (MEARA 1957); für
 fast alle Vertreter der genannten Familie ist eine mehr oder
 minder große Caruncula charakteristisch. Das jüngst erschie-
 nene Buch von KARRER (1958) weist auch auf andere Vorkommen
 hin. Ein Vergleich zwischen Elaiosom und dazugehörigen Sa-
 men zeigt, daß die vermutliche Ricinolsäure in freier Form
 auf den Anhang entweder beschränkt, oder auf gleiches Frisch-

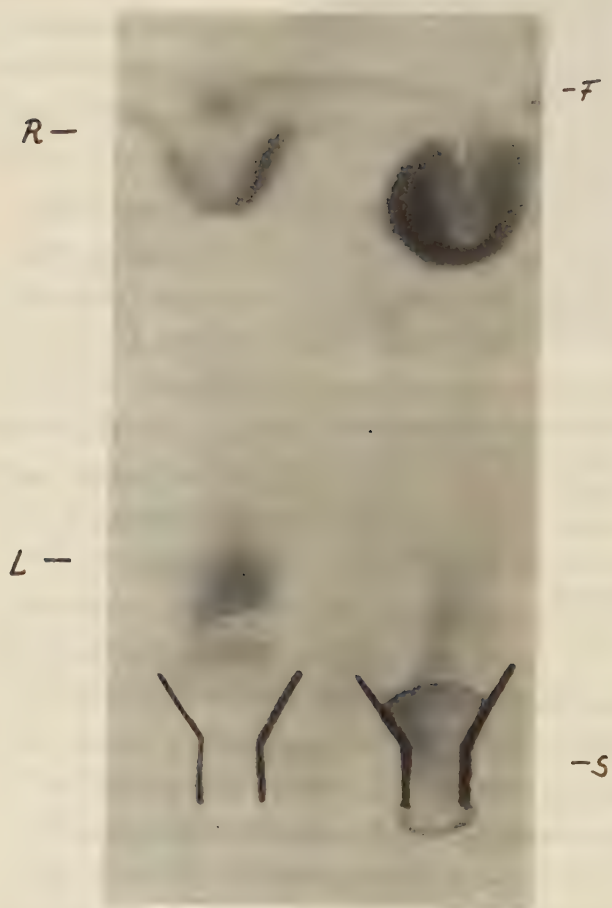


Abb.6: Chromatographie von Melampyrum-Elaiosomen auf Fettsäuren. Links Testsubstanzen Linolensäure (L) und Ricinolsäure (R). Rechts Pflanzenextrakt. Front = F; Startlinie = S.

gewicht bezogen, doch merklich angereichert ist.

Diese Beobachtungen gaben Veranlassung, die Wirkung der lipophilen Substanz im Vergleich zur Ricinolsäure auf Ameisen zu prüfen. Zu diesem Zwecke wurden Melica-Elaiosomen chroma-

tographiert. Ein entwickelter Teststreifen bezeichnete nach gründlichem Wegtrocknen des Lösungsmittels und des Petroleums den Bereich der Fettsäure. Aus diesem Bezirk und aus dem Startgebiet wurden jeweils 10 Papierschnipsel ausgeschnitten und in den Vorraum eines künstlichen Ameisennestes von *Lasius fuliginosus* (Nest von Herrn Ch. GROS) exponiert. Nach 15 Minuten war jeweils nur ein Schnipsel von den Ameisen entfernt worden. Hierzu ist folgendes zu bemerken: 1.) Es gelang nicht, das Papier von den letzten Petroleumgeruchsspuren zu befreien. 2.) Es muß bezweifelt werden, ob die Konzentration der Fettsäure im Papier letztlich diejenige der Elaiosomen erreichte. 3.) Unter den engen Verhältnissen eines künstlichen Nestes pflegen die Tiere keine Transporte von Nahrungsbrocken oder dgl. durchzuführen, zumal wenn, wie hier, keine Brut zu versorgen ist. Umso mehr überraschte das Verhalten der Tiere nach dem Zusatz von weiteren 20 Schnipseln, die nun mit Ricinolsäure getränkt waren. Es ergriff die Ameisen eine Art "Sammelpanik", die dazu führte, daß innerhalb von weiteren 15 Minuten kein einziges, auch keines der zuvor verschmähten, Schnipsel am ursprünglichen Platz lag. Teilweise zerrten die Ameisen an einem einzigen Papierstück in entgegengesetzten Richtungen. Bald waren die meisten Schnipsel auf recht weite Strecken hin verschleppt und das trotz der vorhin unter 1.) mit 3.) getroffenen Feststellungen. Es ergäbe sich hieraus eine Aufgabe für die Zoologen, verschiedene Fettsäuren in ähnlicher Weise zu testen; erst dann könnte man spezielle oder allgemeine Aussagen über die Wirkung der Fettsäuren treffen und weiterhin feststellen, ob die Elaiosome, auf ihre verbreitungsökologische Bedeutung bezo-

gen, die wirksamste Fettsäurezusammensetzung aufweisen.

2.) Kohlehydrate.

Im Gegensatz zu Fett tritt Stärke bedeutend seltener in Elaiosomen auf. Oft bildet sie sich nur vorübergehend in jungen Stadien meist in der Nähe des Leitbündels, um dann mit beginnender und zunehmender Fettspeicherung zu verschwinden. Dies ist z.B. bei *Corydalis cava*, *Luzula pilosa* und *Galanthus* der Fall. Viel seltener bleibt die Stärke neben dem Fett erhalten. Bei *Chelidonium* ist in den großen schlauchförmigen Zellen sowohl Stärke als auch Fett nebeneinander nachweisbar, doch wird die Stärke mit zunehmender Fettsynthese sehr viel weniger. Auf verschiedene Gewebe lokalisiert sind diese Inhaltsstoffe bei *Lathraea squamaria*, *Ranunculus ficaria* und *Euphorbia exigua*. Bei den zwei letzten Arten begleitet die Stärkeablagerung das innervierende Leitbündel, während das Fett auf epidermale Gewebeteile beschränkt ist. Bei *Lathraea* lagert die Stärke im Integument, das Fett in dem zum Elaiosom gehörigen Endosperm.

Zucker konnte in fast allen untersuchten Elaiosomen nachgewiesen werden. Schon ULBRICH (1919) schreibt, daß die Elaiosomen Öl, seltener Stärke und Zucker enthalten. Was den Zucker betrifft, bleibt es bei dieser summarischen Bemerkung; einzelne Beispiele werden nicht genannt. UPHOF (1942) hat in einem Referat über die Beziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen die Konzeption ULBRICH's übernommen (ULBRICH: " es muß in ihnen oder an ihnen etwas vorhanden sein, was den Ameisen als Nahrung dienen kann: das ist besonders Stärke, Fett, Öl, Zucker." (p.10-11); UPHOF: "offer to the ants

oil, fat, sugar and starch." (p.575).)

In manchen Elaiosomen erreicht die Zuckerkonzentration so hohe Werte, daß sie selbst für die menschliche Zunge wahrnehmbar werden, wie bei *Iris ruthenica*, bei *Galanthus* etc. Gerade die Zucker stellen für die Ameisen äußerst geschmacksintensive Stoffe dar (vgl.Tab.3) und es sind die verschiedensten Ausnutzungsweisen zuckerhaltiger Quellen durch die Ameisen bekannt. Es war daher vor allen Dingen zu untersuchen, welche Zucker in den Elaiosomen vorkommen, in welchen auf den Wassergehalt bezogenen Konzentrationen und ob sich die Zucker in den Elaiosomen qualitativ oder quantitativ unterscheiden gegenüber denen in den zugehörigen Verbreitungseinheiten.

Die Elaiosomenzucker sind in der Reihenfolge ihrer Häufigkeit Glukose, Fruktose, Saccharose und sehr selten die Pentose Xylose. Auch die fettfreien Elaiosomen der *Melica*-Arten und von *Veronica hederifolia* führen Zucker. Es liegt somit im Zucker ein weiterer Inhaltsstoff vor, der die Myrmekochorie von *Melica* zu erklären vermag. Ein interessanter Fall begegnete uns in *Primula vulgaris*. Hier enthält das Elaiosom selber nur wenig Zucker, in Form gerade eben nachweisbarer Glukose. Wenn die Samen reif geworden sind, lösen sie sich zwar von der freien Zentralplazenta, bleiben aber noch einige Zeit in der sich darauf öffnenden Kapsel in ⁺ dichten Verbands-Verbande liegen. Jetzt scheidet die Plazenta (an den Dehiscenzstellen ?) reichlich zuckerhaltiges Sekret aus, in dem sich Saccharose, Glukose und Fruktose nachweisen ließen. Dadurch werden die Samen äußerlich gleichsam mit einem Zuckerguß versehen. Die Zucker liegen in hoher, von der menschlichen Zunge wahrnehmbarer Konzentration vor. Hierdurch wird die

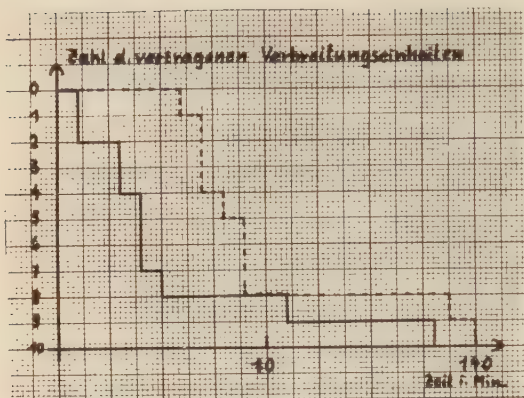


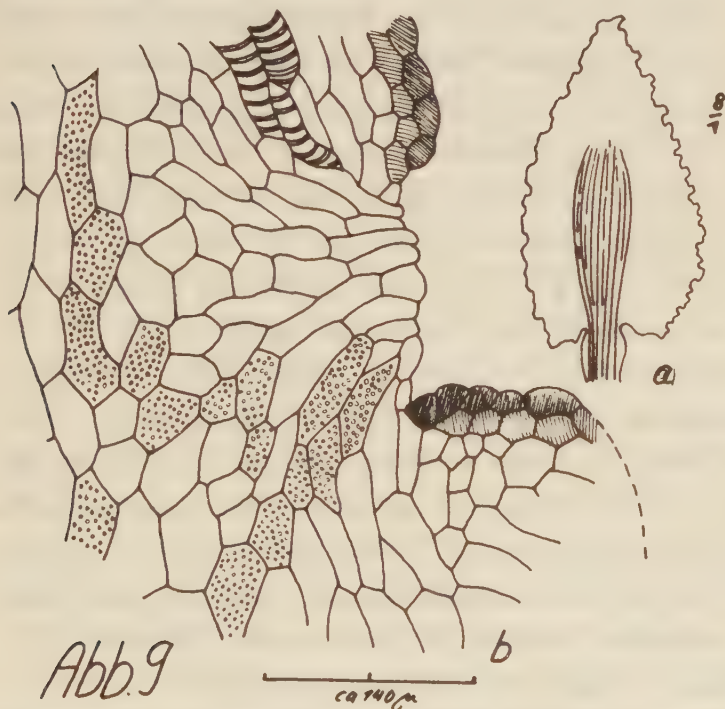
Abb. 7: Myrmekochorie bei *Primula vulgaris*

..... Verbreitungseinheiten
ohne Elaiosom u. größtenteils
fehlender Epidermis
— mit Elaiosom

gezeichnet nach Versuchszahlen
SERNANDER's.

Beobachtung SERNANDER's, daß Samen mit abgetrenntem Elaiosom einen nahezu unverändert hohen Grad von Myrmekochorie beibehalten (vgl. Abb. 7), erklärlich. Es wird aber auch verständlich, daß mit größerer Regelmäßigkeit naschende Ameisen in den gerade geöffneten Kapseln vorzufinden sind (SERNANDER und eigene Beobachtung).

Die hochstengeligen *Primula*-Arten wie *P. elatior* und *P. veris* lassen ja keine nennenswerten Samenanhänge erkennen; eine zuckerhaltige Plazentausscheidung wurde hier nicht bemerkt. Eine vergleichende anatomische Betrachtung der sekretierenden und nicht sekretierenden Plazenten interessierte daher besonders (Abb. 8 und 9). Beiden Typen ist die Gliederung in einen, wohl der Stoffleitung dienenden, axilen und in einen äußeren Teil gemein (Abb. 8a und 9a). Der axile Bereich setzt sich besonders bei *Primula elatior* aus länglichen Zellen zusammen, die größtenteils mit einem gelblichen Inhaltsstoff gefüllt sind. Bei *Primula vulgaris* sind die Elemente dieses Bezirkes weniger gestreckt, aber mit dem nämlichen Inhalts-



- Abb. 8: *Primula vulgaris*. a) Längsschnitt durch die Plazenta.
 b) Ausschnitt aus der äußeren Schicht der Plazenta mit einer kleinkörnigen und mehreren grobkörnigen Stärkezellen.
- Abb. 9: *Primula elatior*. a) Längsschnitt durch die Plazenta.
 b) Ausschnitt aus der äußeren Schicht der Plazenta mit differenzierten Außenzellen, tracheidalen Zellen und kleinkörnigen Stärkezellen.

stoff versehen. Die äußere Schicht der Plazenta von *P. elatior* gliedert sich im Gegensatz zu *P. vulgaris* in zwei Bereiche, eine äußere Schicht aus kleineren Zellen, die ebenso gefärbt erscheinen wie die axilen und in eine innere durchsichtige, in der allerdings mehrere Zellen mit kleinen Stärkekörnern vollgestopft sind (Abb. 9b). Bei *P. vulgaris* sind die dünnwandigen Zellen der Mantelschicht größer und nur wenige von ihnen zeigen jenen kleinkörnigen Inhalt. Dafür speichert der restliche Teil des Gewebes sehr große Stärkekörner (Abb. 8b). Hier sind auch, anders als bei *Primula elatior*, keine tracheidalen Zellen beobachtet worden. Mit mehreren Elaiosomen wurden quantitative Zuckerbestimmungen durchgeführt. Für *Corydalis cava* ergab sich ein Gesamtzuckergehalt von 39 $\%$ Zucker (Hexosen) je Elaiosom. Ein Elaiosom enthält im Durchschnitt (drei parallele Wassergehaltsbestimmungen von jeweils 10 bis 20 Elaiosomen) 1400 $\%$, so daß sich daraus eine Konzentration der vorhandenen Hexosen, Glukose und Fruktose, von 1/7 M errechnet; Disaccharide waren im *Corydalis*-Elaiosom nicht nachzuweisen. Der Zuckergehalt von *Galanthus* wurde zu 203 je Elaiosom, bei einem durchschnittlichen Wassergehalt von 3400 $\%$ bestimmt. Nimmt man an, daß sich die Oligosaccharide zu den Monosacchariden wie 1:2 verhalten, was die Fleckengröße auf dem Chromatogramm ungefähr bestätigt, dann liegt die Saccharose in einer 1/17 M, die Hexosen (Glukose und Fruktose) in einer 1/4 M Zellsaftlösung vor.

Für das Elaiosom von *Chionodoxa* wurden die Zuckermengen halbquantitativ abgeschätzt. Auf zwei Testchromatogrammen wurde (für Aldosen und Ketosen getrennt) eine bestimmte Menge des Extraktionsgutes aufgetragen, daneben aber auch Test-

lösungen, die jeweils 10 γ , 20 γ 110 γ Zucker enthielten. Durch Vergleich konnte die ungefähre Zuckermenge des Extraktes wie folgt ermittelt werden: Glukose und Fruktose jeweils nicht weniger als 20 γ je Elaiosom, Saccharose ca. 10 γ je Elaiosom. Das bedeutet eine Zuckerkonzentration von 1/22 M (Hexosen) bzw. von 1/266 M (Saccharose) bei einem durchschnittlichen Wassergehalt von 4970 γ . Diese Zahlen sind aber bewußt niedrig angenommen und stellen somit Minimumwerte dar. *Melica nutans* zeichnet sich durch einen Zuckergehalt von 12 γ je Elaiosom aus, bei einem Wassergehalt von 1250 γ , was einer 1/19 M Zuckerlösung (Hexosen) entspricht. In den Elaiosomen von *Iris ruthenica* ist die große Gesamtzuckermenge von 413 γ je Elaiosom enthalten. Allerdings liegt der Wassergehalt mit 9950 γ ebenfalls recht hoch. Das Verhältnis von Saccharose zu den Hexosen kann aufgrund der Fleckenvergleichsmethode als 1:2 angenommen werden, was für die Saccharose eine 1/25 M, für die Hexosen eine 1/7 M Konzentration bedeutet. Die Reizschwelle der Ameisen für Zucker ist im Vergleich zu derjenigen der Honigbiene viel niedriger (A.SCHMIDT 1938, DETNIEP 1947). Rohrzuckerlösungen werden danach von *Myrmica rubida* noch in einer Konzentration von 1/400 bis 1/800 M wahrgenommen. Die Reizschwelle von Glukose und Fruktose wurde für *Myrmica rubra* von A.SCHMIDT bei 1/50 M angegeben. In allen untersuchten Fällen ist aber die Zuckerkonzentration des Elaiosomes auf den Wassergehalt bezogen viel höher als der Geschmacksschwellenwert der Ameisen. Die Untersuchungen von A.SCHMIDT haben außerdem gezeigt, daß die Ameisen von der Hexosen nur Glukose und Fruktose, von den Disacchariden nur Saccharose und Maltose, dagegen

keine Pentosen, wie etwa Xylose, als süß empfinden. Glukose, Fruktose und Saccharose stellen somit tatsächlich ökologisch gesehen äußerst günstige Inhaltsstoffe der Elaiosomen dar, während das sehr seltene Vorkommen der Xylose verbreitungs-ökologisch keine Rolle spielt.

Schwellenwerte für Zucker bei verschiedenen Ameisenarten		
Art	Glukose Fruktose	Saccharose
<i>Lasius niger</i>	1/8 1/64	1/200
<i>Myrmica rubra</i>	1/50 1/50	1/150
<i>Myrmica rubida</i>	1/32 1/32	1/400-1/800
=====		
<i>Iris ruthenica</i>	1/7	1/25
<i>Corydalis cava</i>	1/7	-
<i>Galanthus spec.</i>	1/4	1/17
<i>Chimodoxa lucil.</i>	1/22	1/166
<i>Melica nutans</i>	1/19	-
Art	Glukose + Fruktose	Saccharose
Zuckerkonzentrationen in versch.Elaiosomen		

Tab.2: Vergleich der Geschmacksschwellenwerte für Zucker bei einigen Ameisen (nach SCHMIDT 1938) mit den Zuckerkonzentrationen verschiedener Elaiosomen in Mol.

lösungen, die jeweils 10 γ , 20 γ 110 γ Zucker enthielten. Durch Vergleich konnte die ungefähre Zuckermenge des Extraktes wie folgt ermittelt werden: Glukose und Fruktose jeweils nicht weniger als 20 γ je Elaiosom, Saccharose ca. 10 γ je Elaiosom. Das bedeutet eine Zuckerkonzentration von 1/22 M (Hexosen) bzw. von 1/266 M (Saccharose) bei einem durchschnittlichen Wassergehalt von 4970 γ . Diese Zahlen sind aber bewußt niedrig angenommen und stellen somit Minimumwerte dar. *Melica nutans* zeichnet sich durch einen Zuckergehalt von 12 γ je Elaiosom aus, bei einem Wassergehalt von 1250 γ , was einer 1/19 M Zuckerlösung (Hexosen) entspricht. In den Elaiosomen von *Iris ruthenica* ist die große Gesamtzuckermenge von 413 γ je Elaiosom enthalten. Allerdings liegt der Wassergehalt mit 9950 γ ebenfalls recht hoch. Das Verhältnis von Saccharose zu den Hexosen kann aufgrund der Fleckenvergleichsmethode als 1:2 angenommen werden, was für die Saccharose eine 1/25 M, für die Hexosen eine 1/7 M Konzentration bedeutet. Die Reizschwelle der Ameisen für Zucker ist im Vergleich zu derjenigen der Honigbiene viel niedriger (A.SCHMIDT 1936, DETMERS 1947). Rohrzuckerlösungen werden daneben von *Myrmica rubida* noch in einer Konzentration von 1/400 bis 1/800 M wahrgenommen. Die Reizschwelle von Glukose und Fruktose wurde für *Myrmica rubra* von A.SCHMIDT bei 1/50 M angegeben. In allen untersuchten Fällen ist aber die Zuckerkonzentration des Elaiosomes auf den Wassergehalt bezogen viel höher als der Geschmacksschwellenwert der Ameisen. Die Untersuchungen von A.SCHMIDT haben außerdem gezeigt, daß die Ameisen von der Hexosen nur Glukose und Fruktose, von den Disacchariden nur Saccharose und Maltose, dagegen

keine Pentosen, wie etwa Xylose, als süß empfinden. Glukose, Fruktose und Saccharose stellen somit tatsächlich ökologisch gesehen äußerst günstige Inhaltsstoffe der Elaiosomen dar, während das sehr seltene Vorkommen der Xylose verbreitungs-ökologisch keine Rolle spielt.

Schwellenwerte für Zucker bei verschiedenen Ameisenarten			
Art	Glukose	Fruktose	Saccharose
Lasius niger	1/8	1/64	1/200
Myrmica rubra	1/50	1/50	1/150
Myrmica rubida	1/32	1/32	1/400-1/800
=====			
Iris ruthenica		1/7	1/25
Corydalis cava		1/7	-
Galanthus spec.		1/4	1/17
Chimodoxa lucil.		1/22	1/166
Melica nutans		1/19	-
Art	Glukose + Fruktose		Saccharose
Zuckerkonzentrationen in versch.Elaiosomen			

Tab.2: Vergleich der Geschmacksschwellenwerte für Zucker bei einigen Ameisen (nach SCHMIDT 1938) mit den Zuckerkonzentrationen verschiedener Elaiosomen in Mol.

Die Samenanhänge von *Chelidonium*, *Viola elatior* und *V. lutea* enthalten keine nachweisbaren Spuren irgendeines Zuckers. Einige nicht myrmekochore Pflanzen zeichnen sich dagegen durch elaiosomenähnliche Anhänge aus, die ebenfalls Zucker speichern; der Samenanhang von *Luzula campestris* führt Glukose und Fruktose, der von *Colchicum spec.* nur Fruktose und ein nicht näher identifizierbares Oligosaccharid.

Elaiosomen und dazugehörige Verbreitungseinheiten weisen meist eine identische Zuckerkombination auf (z.B. *Corydalis*), doch können auch qualitative Unterschiede auftreten. In dem Elaiosom von *Chionodoxa* konnten die Zucker Saccharose, Glukose und Fruktose sowie ein nicht ansprechbares Oligosaccharid nachgewiesen werden, während in den Samen nur Saccharose und ein weiteres ketosehaltiges Saccharid, welches am Startpunkt verbleibt, enthalten sind (vgl. Abb. 10). Offensichtlich mangelt es den *Chionodoxa*-Samen an einer Invertaseaktivität im Gegensatz zu seinem Elaiosom. Aufs Trockengewicht bezogen sind die Zuckermengen entweder im Elaiosom höher (z.B. *Corydalis*) oder nahezu gleich (z.B. *Chionodoxa*). Ökologisch gesehen ist jedoch die Zuckermenge im Verhältnis zum Wassergehalt wichtiger; meist sind nur geringfügige Unterschiede, immer zu Gunsten der Verbreitungseinheit, festzustellen. Der hohe Wasseranteil der Elaiosomen drückt diese Werte erheblich, aber es erscheint dennoch ökologisch sinnvoll, da den Ameisen dadurch verhältnismäßig große Quantitäten zuckerhaltigen Zellsaftes geboten werden (Tab. 4).

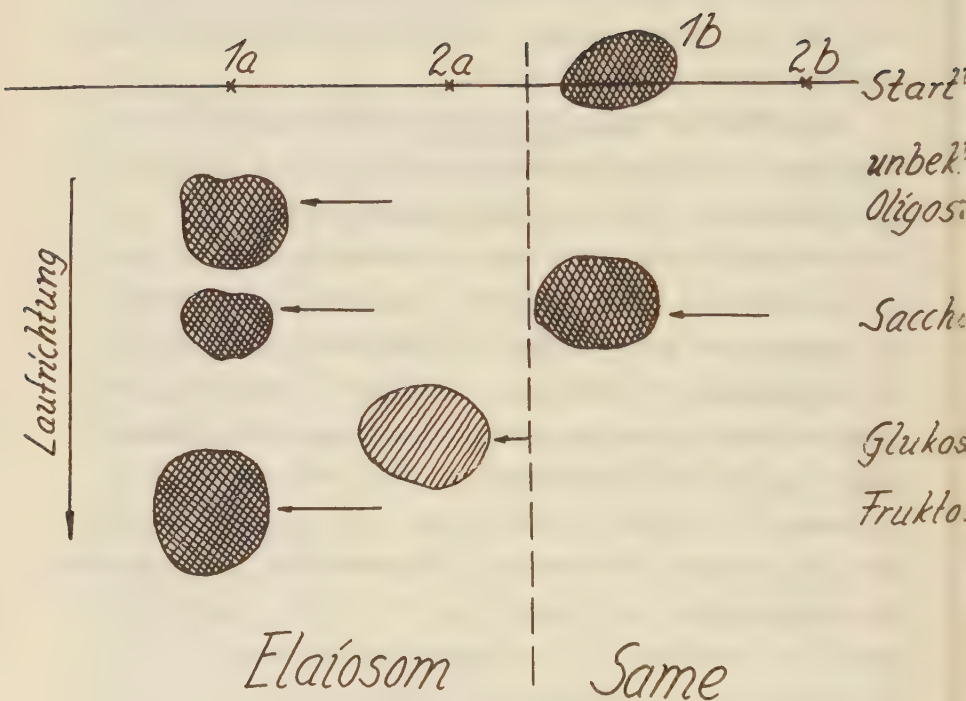


Abb.10: Chromatographischer Vergleich der Zucker in Elaiosom und Samen von *Chionodoxa luciliae*.

1a) und 2a) 20 Elaiosomen in 0,5 ml H_2O extrahiert, davon 0,05 ml aufgetragen.

1b) und 2b) 20 Samen in 1,5 ml H_2O extrahiert; davon 0,05 ml aufgetragen.

Mit Harnstoff-Salzsäure entwickelte Flecken gekreuzt, mit Anilin-Phtalsäure kommende Flecken einfach schraffiert.

Art	Glukose	Fructose	Saccharose	Xylose
<i>Gagea lutea</i>	+	+	+	
<i>Scilla bifolia</i>	+	+	+	
<i>Chimodoxa lucilliae</i>	+	+	+	
<i>Luzula pilosa</i>	+	+	+	
<i>Galanthus spec.</i>	+	+	+	
<i>Iris ruthenica</i>	+	+	+	
<i>Euphorbia palustris</i>	+	+	+	
<i>Knautia arvensis</i>	+	+	+	
<i>Primula vulgaris</i>				
a) Plazentasekret	+	+	+	
b) Elaiosom	+			
<i>Melampyrum nemorosum</i>	+		+	
<i>Anemone hepatica</i>	+	+		+
<i>Ranunculus ficaria</i>	+	+		+
<i>Adonis vernalis</i>	+	+		
<i>Anemone nemorosa</i>	+	+		
<i>Corydalis cava</i>	+	+		
<i>Helleborus spec.</i>	+	+		
<i>Carex humilis</i>	+	+		
<i>Melica nutans</i>	+	+		
<i>Moehringia trinervia</i>	+	+		
<i>Aremonia agrimonoides</i>	+	+		
<i>Symphytum tuberosum</i>	+	+		
<i>Pulmonaria rubra</i>	+	+		
<i>Lamium luteum</i>	+	+		
<i>Viola odorata</i>	+	+		
<i>Mercurialis perennis</i>	+	+		
<i>Veronica hederifolia</i>	+	+		
<i>Lathraea squamaria</i>	+	+		
<i>Ujuga reptans</i>	+			
<i>Potentilla alba</i>	+			
<i>Potentilla micrantha</i>	+			

Tab.3: Vorkommen der Zucker Glukose, Fructose und Saccharose in den Elaiosomen verschiedener Arten.

Art	Frisch- gewicht	Trock.- gewicht	Wasser- ge- halt	Zucker/ Frisch- gewicht	Zucker/ Trock.- gewicht	Zucker/ Wasser- gehalt
Corydalis- Same	9220	4625	4595	0,0194	0,0389	0,0389
Corydalis- Elaiosom	1714	269	1445	0,0227	0,1449	0,0269
Chionodoxa- Same	10980	6166	6814	0,0434	0,0913	0,0828
Chionodoxa- Elaiosom	5480	510	4970	0,0091	0,0980	0,0100

Tab.4: Vergleich des Zuckergehaltes von Samen zu Elaiosom bezogen auf Frisch-, Trockengewicht und Wassergehalt (in γ je Elaiosom).

3.) Eiweißkörper.

Eiweißkörper in der Art, wie sie als Aleuronkörner in Samen auftreten, erscheinen sehr selten in Elaiosomen und spielen daher kaum eine nennenswerte Rolle. Bei *Chelidonium majus*, *Melica nutans*, *Iris ruthenica*, *Viola odorata*, *Symphytum officinale*, *Primula vulgaris* und *Euphorbia palustris* individualisieren sich einzelne Eiweißkörner oder -Klumpen, die mit Millon's Reagens einen ziegelroten Farbton annehmen. Bei *Stylophora* färbt dieses Reagens kleine Körperchen in den isodiametrischen Basalzellen, während in den großen schlauchförmigen Zellen nur die plasmatische Grundsubstanz nachweisbar ist. Bei *Chelidonium*, dessen Elaiosom entsprechend gebaut ist, besitzen dagegen auch die Schlauchzellen Proteinpartikel. In sehr vielen Fällen stellt das Cytoplasma den einzigen mit Millon einheitlich färbbaren Eiweißinhalt der

Zelle dar, z.B. bei *Ajuga reptans*, *Veronica hederifolia* und *Viola lutea*. Im Falle der stark hypertrophierten Elaiosomenzellen kommt es nicht selten zum Schwinden des Cytoplasma; während die kleinen Zellen des Grundgewebes positiv auf Millon's Reagens reagieren, lassen diese überhaupt keine rötliche Farbtönung erkennen. *Asarum europaeum*, *Moehringia trinervia* und *Symphytum officinale* belegen diese Möglichkeit. Bei *Luzula campestris*, *Fumaria spec.* und anderen Arten, scheint die Eiweißgrundsubstanz in späten Stadien völlig abgebaut zu sein. *Melampyrum* besitzt in den Kernen des Außenintegumentes Eiweißkristalle (HEINRICHER 1909).

4.) Vitamine.

Vitamine wurden in Elaiosomen erstmalig durch WEBER (1941, 1943), von LIEB, UMRATH, WEBER (1949), WASIUTA (1949), sowie durch BUKATSCH u. WILDNER (1956) bekannt. Es handelt sich um Vitamin B₁ und C, von denen für *Chelidonium* (B₁ und C) für *Corydalis*, *Dicentra* und für *Euphorbia* (C) quantitative Messungen von den zitierten Autoren durchgeführt wurden. Die qualitative Untersuchung der wichtigeren Vertreter des myrmekochoren Verbreitungsmodus ergab ein fast regelmäßiges Vorkommen dieser Wirkstoffe (vgl. Tab.5). Eindeutig negative Nachweise sind ungleich schwerer zu erbringen. Im Falle des Vitamin B₁ lagen die Konzentrationen so hoch, daß sowohl der histochemische als auch papierchromatographische Nachweis mit der Thiochromreaktion gelang. (Abb.4 und 11). Die R_F-Werte des B₁ schwankten (einschließlich der Testsubstanz) zwischen 0.43 und 0.50 (SS 2043 b, Isobutanol : Pyridin : Wasser 3:2:5; aufsteigend). Die R_F-Werte des Vitamin C konzentrierten sich

Art	Fett	Stärke	Zucker	Eiweiß	Vit. B ₁	Vit. C
<i>Adonis vernalis</i>	+		+		+	+
<i>Ajuga reptans</i>	+	+	+	+	+	
<i>Anemone hepatica</i>	+		+			+
<i>Anemone nemorosa</i>	+	+	+			
<i>Aremonia agrem.</i>	+		+			
<i>Asarum europaeum</i>	+		+	+	+	+
<i>Carduus nutans</i>	+					
<i>Carex humilis</i>	+		+		+	+
<i>Centaurea mont.</i>	+					
<i>Chelidonium maj.</i>	+	+	-	+	+	+
<i>Chionodoxa lucil.</i>	+		+		+	+
<i>Claytonia sibir.</i>	+				+	
<i>Euphorbia spec.</i>	+	+	+	+		+
<i>Fedia cornucopiae</i>	+					
<i>Fumaria spec.</i>	+					
<i>Gagea lutea</i>	+		+			+
<i>Galanthus spec.</i>	+	+	+		+	+
<i>Helleborus spec.</i>	+		+			+
<i>Iris ruthenica</i>	+		+	+	+	+
<i>Knautia arvensis</i>	+		+			
<i>Lamium luteum</i>	+		+		+	+
<i>Lathraea squam.</i>	+	+	+			+
<i>Luzula pilosa</i>	+	+	+		+	
<i>Luzula campestris</i>			+		+	
<i>Melampyrum nemor.</i>	+		+	+		
<i>Melica nutans</i>			+	+	+	

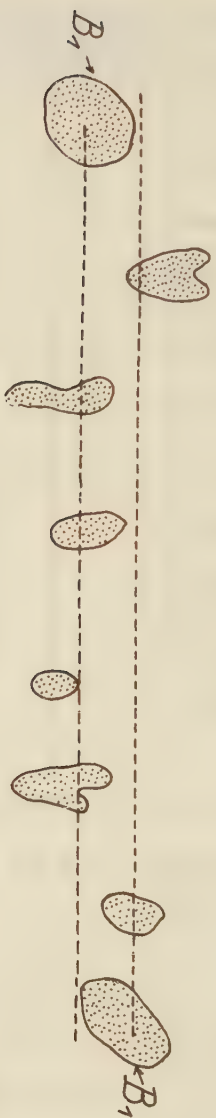
Art	Fett	Stärke	Zucker	Eiweiß	Vit. E ₁	Vit. C
<i>Mercurialis per.</i>	+		+			+
<i>Moehringia trin.</i>	+		+	+		
<i>Polygala amarell.</i>	+					
<i>Potentilla alba</i>	+		+		+	
<i>Primula vulgaris</i>	+		+	+		+
<i>Pulmonaria rubra</i>	+		+	+	+	+
<i>Ranunculus ficar.</i>	+	+	+			+
<i>Reseda lutea</i>	+					
<i>Sarothamnus sco.</i>	+		+	+		
<i>Symphytum spec.</i>	+		+	+	+	
<i>Scilla bifolia</i>	+		+		+	+
<i>Veronica hederif.</i>		(+)	+	+	+	+
<i>Viola odorata</i>	+		+	+	+	+
<i>Viola elatior</i>	+			+		
<i>Viola lutea</i>	+			+		

Tab.5: Zusammenstellung der gefundenen Inhaltsstoffe in Elaiosomen.

um den Wert 0,36 (SS 2043b; Butanol : Eisessig : Wasser 4:1:5; Literaturwert : 0,37). Fast stets war nur ein Fleck in der Nähe der Ascorbinsäuretestsubstanz zu beobachten. Es kann also in Übereinstimmung mit BUKATSCH und WILDNER (1956) geschlossen werden, daß die Dehydroascorbinsäure, bei Aufarbeitung des Materials nach den üblichen Vorsichtsmaßnahmen, keine wesentliche Rolle in Elaiosomen spielt.

Beispiel eines Vitamin B₁-Chromatogrammes Abb. 11

(Lösungsmittel u. Nachweisreagens vgl. S. 9)



Laufrichtung

Test * Scilla * Tris * Asarum * Ula * Adonis Pulmonaria Test * Startlinie

5.) Vergleich mit den Inhaltsstoffen anderer myrmekophiler Organe.

Schon SERNANDER (p.241) machte auf die fettreichen Exsudatorien mancher Ameisengäste (Erscheinung der Symphilie) aufmerksam, um zu einem näheren Verständnis der Myrmekochorie zu gelangen. Sein Vergleich beschränkt sich allerdings nur auf Fett, da er dieses als den bedeutendsten Inhaltsstoff der Elaiosomen ansah. Hier soll daher eine Gegenüberstellung aller wichtigen und bekannten Inhaltsstoffe myrmekophiler Organe stattfinden.

Die Myrmekophilie gliedert sich in die Beziehungen der Ameisen zu Pflanzen einerseits und zu Tieren andererseits. Von den Pflanzen nehmen die Pilze im Leben mancher Ameisenarten eine äußerst wichtige Stellung ein; das Zusammenleben von Pilz und Ameise trägt meist symbiontischen Charakter. Um so verwunderlicher ist es, daß kaum etwas über die Inhaltsstoffe dieser Kulturpilze bekannt ist. Für *Cladosporium myrmecophilum*, den stetigen Begleiter von *Lasius fuliginosus*, konnte nur Fett und nicht völlig gesichert Vitamin C, jedoch keine Zucker und Vitamin B₁, festgestellt werden. Das Mycel des Pilzes ließ sich nur schlecht von seinem Substrat, der Kartonwand des Ameisennestes, trennen, weshalb es samt seiner Unterlage extrahiert wurde. Die dicken Zellwände erschweren zudem die Extraktion. NEGER (1913) berichtet, daß die Mycelfäden Sekrettröpfchen ausscheiden, die von Ameisen lebhaft abgeleckt werden. Es gelang nicht, diese Sekretion an dem zur Verfügung stehenden Material zu beobachten. Nach DORNITHORPE (vgl. BEQUAERT 1922) können die Larven unter künstlichen Kulturbedingungen fast nur dann gezogen werden,

wenn Cladosporium-Mycel vorhanden ist. Weitere Untersuchungen seiner Inhaltsstoffe sind daher wünschenswert.

Die Futterkörper der myrmekoxenen Pflanzen enthalten, genau ebenso wie die Elalosomen die Inhaltsstoffe Fett, Zucker, Eiweiß, Vitamin B₁ und C (MÜLLER 1876, BELT 1874, A.F.W.SCHIMPER 1888, WEBER 1943, LIEB u. WEBER 1949 und eigene Untersuchungen). Bei den Müller'schen Körperchen am Haarkissen von *Cecropia* konnte neben den schon bekannten Stoffen, wie Fett und Eiweiß, auch Vitamin B₁ und Zucker nachgewiesen werden.

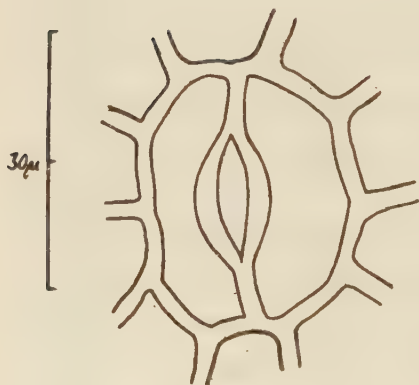


Abb.12: Apikale Spaltöffnung
eines Müller'schen Körperchens (*Cecropia*) in
Aufsicht.

MÜLLER (1876) meinte zwar, daß die *Cecropia* den Ameisen "... als Lockspeise in den von ihnen so eifrig gesuchten Kölbchen nicht eine süße saftige Frucht biete". Die papierchromatographische Analyse ergab jedoch das Vorkommen von Saccharose, Fruktose und Glukose. Eine apikale Spaltöffnung (SCHIMPER 1888) deutet darauf hin, daß diese Organe auch sekretorisch tätig werden können (vgl. Abb.12).

Die Blätter von *Acacia spadicigera* bilden an zwei verschiedenen Orten Stoffe, die

von den Ameisen ausgenützt werden. Am Grunde des Fiederblattes findet sich ein napfförmiges extraflorales Nektarium, aus welchem die Gastameisen nach BELT (1874) zuckerhaltiges Sekret saugen sollen. In den gelblichen Futterkörpern am Ende der Fiederblättchen konnten dagegen keine Zucker, nicht einmal in Spuren, entdeckt werden. Fett, Eiweißkörper, Vitamin B₁ und C sind weitere, schon bekannte Inhaltsstoffe, die mit denen in Elaiosomen übereinstimmen. Auch die extrafloralen Nektarien mancher mitteleuropäischer Arten erfreuen sich eines regelmäßigen Ameisenbesuches; die im Sekret enthaltene Saccharose, sowie Glukose und Fruktose (vgl. LÜTTGE 1960) sind die Lockstoffe. Ameisen als gelegentliche Räuber nuptialer Nektarien, die bekanntermaßen (WYKES 1951) Saccharose, Glukose und Fruktose sezernieren, konnten bei Umbelliferen dann beobachtet werden, wenn gleichzeitiger Blattlausbesatz vorlag.

Die Vorliebe der Ameisen für Zucker konnte auch PRELL (nach HUBER 1942) an einem etwas ausgefallenerem Beispiel zeigen. Er wies nach, daß den oft lästigen Eichentriebschnitt die Roßameise *Camponotus herculeanus* herbeiführt, wobei der Blutungssaft nach HUBER genascht wird. Er enthält bei unseren Waldbäumen in der Regel die Zucker Glukose, Fruktose sowie Saccharose (LÖHR 1953).

Die stofflichen Beziehungen zwischen Ameisen und anderen Tieren, laufen im wesentlichen auf Lipide und Zucker hinaus, doch scheint es in vielen Fällen an spezielleren Untersuchungen zu fehlen. Aus der zoologischen Literatur ist die Ausnützung des Zuckersekretes von Blattläusen (Aphiden) hinlänglich bekannt. Der von den Blattläusen erzeugte Blatthonig-

tau enthält vornehmlich Fruktose und Glukose, aber auch Saccharose, Dextrine und Melezitose, sowie Vitamin C (DUSPIVA 1953, ZOEBELEIN 1954, WASIUTA 1949)! Die oft sehr engen Gast-verhältnisse (Symphilie) gewisser Insekten zu den Ameisen sind bezüglich ihrer stofflichen Grundlage noch nicht ge-klärt. WASMANN (1903) nimmt weniger die Zucker zu ihrer Er-klärung her, als viel mehr lipophile, wohl wie Genußmittel wirkende, Stoffe. Eine künftige Untersuchung der Exsudate wird unter Umständen auch wesentliche Beiträge zur Klärung der Myrmekochorie liefern. In der folgenden Tabelle sind die Inhaltsstoffe der Myrmekophilen vergleichend zusammen-gestellt.

Art der myrmeko- philen Organe:	Fett	Stär- ke	Zuk- ker	Eiw. körp.	Vit. B ₁	Vit. C
Elaiosomen	+	(+)	+	+	+	+
Müller'sche Körper bei <i>Cecropia</i>	+	-	+	+	+	
<i>Acacia cornigera</i>						
a) Nektarium		-	+			
b) Belt'sche Körp.	+	-	-	+	+	+
Extraflorale Nektarien	-	-	+	-		-
Nuptiale Nektarien	-	-	+	-		+
Blutungssaft	-	-	+			
Aphidensekret.	-	-	+	-		+
Symphile Exsudate	?	-	?			

Tab.6: Vergleich der Inhaltsstoffe verschiedener myrmekophi-
ler Organe nach BELT, DUSPIVA, LÖHR, LÜTTGE, MÜLLER,
SCHIMPER, WASIUTA, WEBER, WYKES, ZIEGLER, ZOEBELEIN
und eigenen Untersuchungen .

6.) Auswertung der Ergebnisse.

Es war ein naheliegender, von SERNANDER erstmalig ausgeführter Schluß, die Myrmekochorie auf eine besondere stoffliche Grundlage zurückzuführen. Die Ameisen schleppen ja, von ihren Beutezügen kommend, alle möglichen organischen Teile zu ihrem Ameisenbau herbei. Allerdings erscheint es zunächst als sehr fraglich, inwiefern die in der tierischen Nahrung der polyphagen Ameisen viel reichlicher vorkommenden Fett- und Eiweißstoffe mehr als eine nur zufällige Ausnützung der Elaiosomen bedingen sollten. Zwar ist durch VERSCHAFFELT (1909) besonders für Fette und im geringeren Grade auch für Eiweißstoffe ohne beigemengte Stärke eine geschmackliche Bevorzugung durch die Ameisen bekannt geworden, doch erklärt diese Beobachtung bei einem Überangebot von animalischem Fett und Eiweiß noch nicht die durch SERNANDER belegte, tatsächliche regelmäßige Ausnützung. Von anderer Seite ist auf die Puppenähnlichkeit der Elaiosomen besonders bei *Melampyrum* hingewiesen worden (LUNDSTRÖM 1887). In morphologischer Hinsicht ist diese, wie SERNANDER bemerkt, sicher ökologisch bedeutungslos, da Ameisen weniger Augen- als vielmehr Geruchstiere sind. So scheint die Lösung des Myrmekochorieproblems mehr im stofflichen Bereich zu liegen und wir glauben mit den charakteristischen Fettsäuren und Zuckern engere Kriterien gefunden zu haben, welche die Ameisenverbreitung vielleicht nicht gerade sichern, so doch entschieden fördern. Über die Wirkungen verschiedener Fettsäuren auf Ameisen ist, mit Ausnahme des in dieser Arbeit ausgeführten Versuches mit Ricinolsäure, nichts bekannt geworden, doch geben manche in der Literatur wiederholt dargestellte Beobachtungen einige

indirekte Hinweise; so sind nach WASMANN die Exsudatorien der Symphilen mit mächtigen Fettpolstern umgeben. Selbst gewisse Beziehungen zwischen Larven und Imagines derselben Ameisenart (z.B. *Pachysima*) scheinen sich auf der Basis lipophiler Stoffe abzuspielen, jedenfalls zeigt der Schnitt durch einen Exsudatorgan von *Pachysima*-Larven Schichten fett-speichernder Zellen (bei WHEELER 1922). Diese Tatsache macht die Mimikrytheorie LUNDSTRÖM's in stofflicher Hinsicht vielleicht prüfenswert, zumal nach WHEELER das häufige Belecken der Larven durch die Imagines auf Sekrete zurückzuführen ist, die an der ganzen Körperoberfläche ausgeschieden werden (nach BISCHOFF 1927). Eine chemische Analyse dieser Hautausscheidungen steht leider noch aus. Auch die Beobachtung von ADLERZ (nach LUNDSTRÖM), daß die Samen von *Melampyrum* mit Larven und Puppen bei einer Störung des Baues gleichzeitig in Sicherheit gebracht wurden, weist einen Weg für weitere Untersuchungen auf.

Da die Ausbeutung von zuckerhaltigen Quellen von den Ameisen regelmäßig, intensiv und, wie der vorige Abschnitt andeutete, auf verschiedene Weisen betrieben wird, gewinnen die Elaiosomenzucker eine besondere ökologische Bedeutung. Wie Tab. 6 veranschaulicht, liegt wohl sämtlichen myrmekophilen Phänomenen Zucker zu Grunde. Offensichtlich stellt Zucker die wichtigste und dabei äußerst notwendige Kohlehydratquelle der Ameisen dar. Selbst die ausschließlichen Körnersammler unter den Ameisen wie etwa *Messor* verwandeln mittels ihres Speichelsekretes in speziellen "Kaugesellschaften" Stärke in zuckerhaltiges "Ameisenbrot", welches

zur Ernährung von Nestgenossen und Ameisenbrut herangezogen wird (GOETSCH 1937). Diese Abhängigkeit der Ameisen von Zucker und vor allem ihr äußerst feines Geschmacksempfinden dafür erhöhen die Tauglichkeit der Elaiosome hinsichtlich des myrmekochoren Verbreitungsmodus. Die zuckerlosen Elaiosome von *Chelidonium* zeigen jedoch, daß die Lipoidkomponente für die Verschleppung durch Ameisen entscheidend ist. Dies geht auch aus dem in Abb. 83 dargestellten Versuch hervor; die drei benützten *Viola*-Arten (*V.odorata*, *V.elatior*, *V.lutea*) werden von Ameisen vertragen; alle drei besitzen jene näher charakterisierte Fettsäure, allerdings wird der Same einer Art, nämlich von *V.odorata*, gegenüber dem der anderen deutlich bevorzugt; er enthält als einziger Zucker in seinem Elaiosom.

Vielleicht kann man die gefundenen Ergebnisse in der Art deuten, daß die Lipoidkomponente das Aufnehmen der Elaiosomen durch Ameisen bedingt, die Zucker dagegen die Myrmekochorie nur fördern. Ob die in den Elaiosomen recht regelmäßig vorkommenden Wirkstoffe Faktoren sind, von denen die Ameisen abhängen, ist ungewiß. Es ist jedoch bekannt, daß andere Insekten, wie *Tribolium*, für ihre Larvenentwicklung Vitamin B₁ bedürfen (OFFHAUS 1940). Als Geschmacksstoffe kommen die nachgewiesenen Vitamine wohl kaum in Frage.

IV. Die Entwicklungsgeschichte

Bevor die Frage, wie die verschiedenen Verbreitungseinstellungen phyletisch einheitlicher Taxa entwicklungsgeschichtlich zusammenhängen, überhaupt in Angriff genommen werden kann, muß die ontogenetische Herkunft dieser Anpassungen geklärt werden. Die Endstufen der Ontogenieprozesse von Anpassungsmerkmalen stellen einen Zustand dar, der von den organisationsbedingten Entwicklungsmöglichkeiten zwar abhängt, unter den wechselnden Anforderungen verschiedener Umwelten jedoch seine optimale und damit entscheidende Ausprägung erfährt. Deshalb gewinnen die frühen Stadien der Ontogenie eine hohe Bedeutung. Ihre Beschreibung und Charakterisierung wird den Hauptteil dieses Abschnittes einnehmen. Die Auswertung der Ergebnisse in evolutionärer Hinsicht wird sich auf einige Taxa beschränken müssen, wo morphologische und biologische Einzelheiten in gleichem Maße bekannt sind.

Die Elaiosomen vermitteln die Verbreitung von Samen, Früchten, seltener von Fruchtständen. Es sind inhaltsstoffreiche, oft hypertrophe Gewebeauswüchse, die aus verschiedenen äußeren Teilen der Samen- bzw. der Fruchtanlage entstehen.

Die Elaiosomenentwicklung an Samen und Früchten muß natürlich getrennt betrachtet werden, wenn auch in seltenen Fällen konvergente Organisationszüge auftreten können (z.B. erinnert das Elaiosom von *Potentilla* im grundsätzlichen an manche Raphe-Elaiosomen von Samen).

Die Elaiosomen der Samen sind größtenteils mit den morphologischen Termini *Arillus*, *Caruncula*, *Strophium* etc. identisch (vgl. SERNANDER 1906, NITOLITZKY 1937, A. PFEIFFER

1891). Aber wegen der großen morphologischen Plastizität der Testa fehlt es diesen Begriffen an bindenden Unterscheidungsmerkmalen, sodaß eine starre Typologisierung unter diesem Gesichtspunkt sinnlos erscheinen muß. Bereits BAILLON (1874) hat nur zwischen totalen und lokalisierten Arillusbildungen unterschieden. In jüngerer Zeit hat v.d.PIJL (1955) die arillusähnlichen Gebilde phylogenetisch betrachtet. Er hat angenommen, daß eine ursprünglich vorhandene fleischige Sarkotesta im Verlaufe der Phylogenie auf einzelne Fortsätze an bestimmten Stellen des Samens beschränkt wird. Aber auch ganz abgesehen davon, ob solche phyletischen Beziehungen zu Recht bestehen oder nicht, ist es am zweckmäßigsten, die Entstehungsarten nach der Topographie zur Samenanlage ohne starre Festlegung auf morphologische Begriffe zu gliedern. Wir weisen jedoch auch auf zahlreiche Übergänge hin.

1.) Die Sarkotesta als Elaiosom.

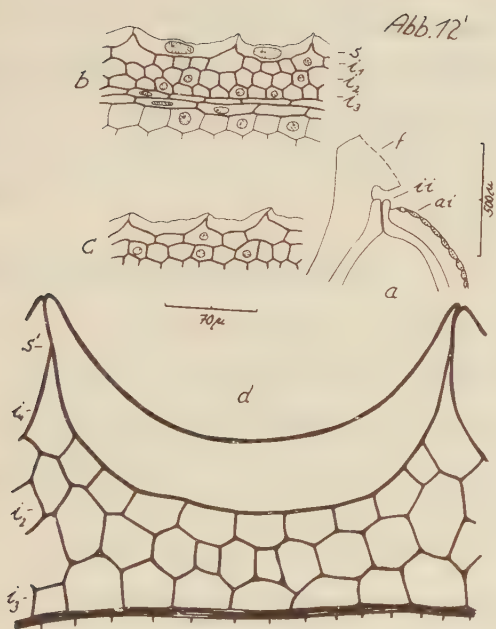
Bei Puschkinia und Ornithogalum hat die als Sarkotesta ausgebildete äußerste Lage des Außenintegumentes die Funktion eines Elaiosomes. Bei Puschkinia besteht das äußere Integument der anatropen Samenanlage aus vier Zellschichten. Die drei inneren Lagen (i_1 , i_2 , i_3) setzen sich aus im Längsschnitt quadratischen Zellen zusammen; sie geben die spätere Sklerotesta ab. Jeweils fünf bis sechs Zellen (manchmal sieben) der Schicht i_3 bilden eine konkave Einsenkung, die schon bei ganz jungen, noch unbefruchteten Samenanlagen auffällt; darüber liegt jeweils eine Sarkotestamutterzelle (s), deren Zellkerne um ein Vielfaches größer als die der umge-

Abb. 12' Puschkinia

- a) Samenanlage längs, Mikropylargegend; f = Funikulus, ii = Innenintegument, ai = Außenintegument.
- b) Testa einer Samenanlage längs; s = Sarkotestamutterzelle, i_1 bis i_3 Schichten des Außenintegumentes
- c) Testa einer Samenanlage quer
- d) Testa des reifen Samens; s' = Uhrglaszelle der Sarkotesta, Fetteinlagerung in der Zellwand, i_1 bis i_3 wie bei b)

Abb. 13: Galanthus nivalis

- a) Samenanlage längs; Ch = Chalaza
- b) Elaiosom längs mit zahlreichen Öltröpfchen (F).



benden Gewebe sind (vgl. Abb. 12').

Auch bei einigen Arten der Gattungen *Iris*, *Allium* und *Gagea* soll (v.d. PIJL) eine Sarkotesta ausgebildet sein. In den meisten Fällen konnte noch keine Myrmekochorie beobachtet werden. Allerdings werden anhanglose Samen mancher Irisarten, z.B. *Iris pseudacorus*, nicht selten von Ameisen getragen.

2.) Elaiosom aus der Chalazaregion.

Bei der Gattung *Galanthus* sowie bei *Luzula pilosa* entsteht ein Elaiosom durch Hypertrophie der Chalazaregion. Die jungen Samenanlagen von *Galanthus nivalis* zeigen einen kleinen, bogenförmig nach außen gerichteten Chalaza-Anhang (vgl. Abb. 13). Im Verlaufe der Entwicklung differenziert sich eine äußere epidermale Schicht aus kleineren, im Längsschnitt rechteckig länglichen und inneren schlauchförmig länglichen Zellen. Das spätere Elaiosom von *Luzula pilosa* deutet sich an den noch nicht befruchteten Samenanlagen als nur kleiner, leicht nach außen geneigter, Höcker an. Nach der Befruchtung der Samenanlagen unterliegen die inneren Zellen dieses Höckers einem bemerkenswerten Streckungswachstum, wodurch ein Anhang entsteht, der nur wenig hinter der Länge der übrigen Samenanlage zurücksteht (vgl. Abb. 14). Ebenso wie bei *Galanthus* differenziert sich eine äußere epidermisartige Schicht, die sich allerdings ungleich stärker vom übrigen Gewebe abgrenzt, da ihre Elemente sehr kleinlumig bleiben. Bei den *Luzula*-Arten der Sektion *Gymnodes* begegnen uns Anhangsgebilde, die zwar etwas kleiner sind, doch im wesentlichen denen von *Luzula pilosa* gleichen. Sie üben auf Ameisen keine anziehende Wirkung aus.

Abb. 14: Luzula pilosa

- a) Entwicklungsstadien der Samenanlage, punktiert die Chalazaregion, die zum Elaiosom wird (Ch).
- b) Elaiosom längs mit Öltröpfchen (F) und Stärkekörnern (S).

Abb. 15: Luzula pilosa

Mikropylarregion des reifen Samens

Abb. 16: Luzula campestris

Mikropylarregion des reifen Samens

Abb. 14

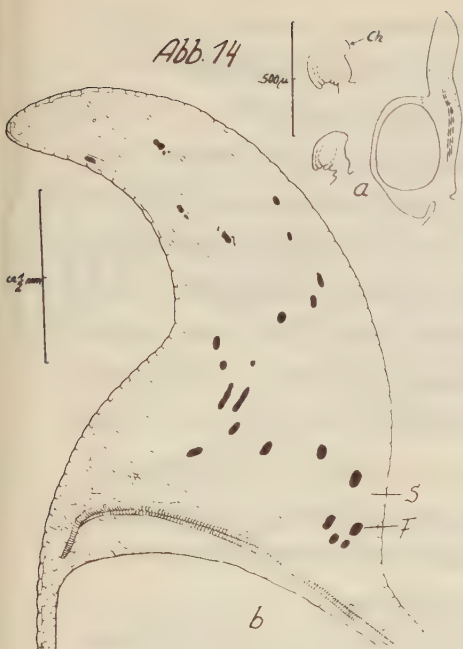


Abb. 15

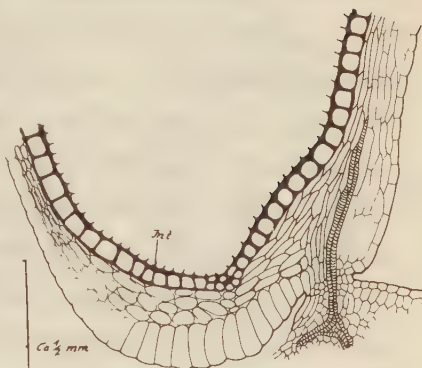
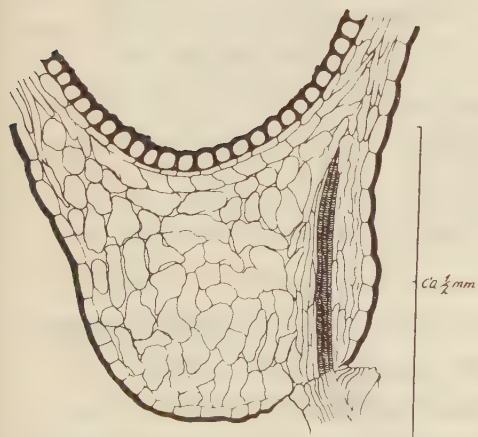


Abb. 16



Im Gegensatz zu den Anhängen der Sektion Pterodes entstehen sie hier am Mikropylarende der Samenanlage (BUCHENAU 1890, vgl. auch Abb. 15 und 16). Diese Tatsache wirft ein bezeichnendes Licht auf die Entwicklungstendenzen der Samenschale bei den Juncaceen. Die sog. feilsplanförmigen Samen von *Juncus* kommen durch von Art zu Art verschieden starke Streckung der Chalazaregion und gleichermaßen des Außenintegumentes in der Mikropylargegend zustande (BUCHENAU 1890, HIRT 1906, NETOLITZKY 1926). Bei *Luzula* erfährt nur jeweils ein Pol in der beschriebenen Weise eine besondere Gestaltung. Auch bei den Liliales kennt man neben Vertretern mit Elaiosomen auch solche, die sich durch feilsplanartige Samen auszeichnen. In beiden Fällen ist die Chalaza, bzw. der Exostomrand des Außenintegumentes der Ausgangspunkt der Entwicklung.

Einige Gattungen wie *Gagea* und *Iris* pr.p. zeigen Übergangsbildungen zum nächsten Typ. Bei *Gagea* fallen die sehr jungen anatropen Samenanlagen zunächst nur durch eine verhältnismäßig breite Raphe (nicht ganz so mächtig wie die übrige Samenanlage) und eine breit konische Chalaza auf (vgl. Abb. 17). Die Epidermiszellen (i_1 der Abb. 18) der Chalaza- und Rapheregion sind im Längsschnitt klein quadratisch. Darunter hebt sich eine Zellschicht (i_2) hervor, die aus größeren, gegen den Chalazapol an Umfang gewinnenden Zellen besteht. Aus den Lagen i_3 und i_4 beginnt sich später das Leitbündel durch Längsteilung und Streckung der Elemente herauszudifferenzieren. Wenn in fortgeschritteneren Stadien das Leitbündel der Samenanlage bereits deutlich gegenüber dem übrigen Zellverband abgegrenzt ist, hat sich die großzellige Schicht i_2 , von der Chalaza ausgehend, bereits durch Zell-

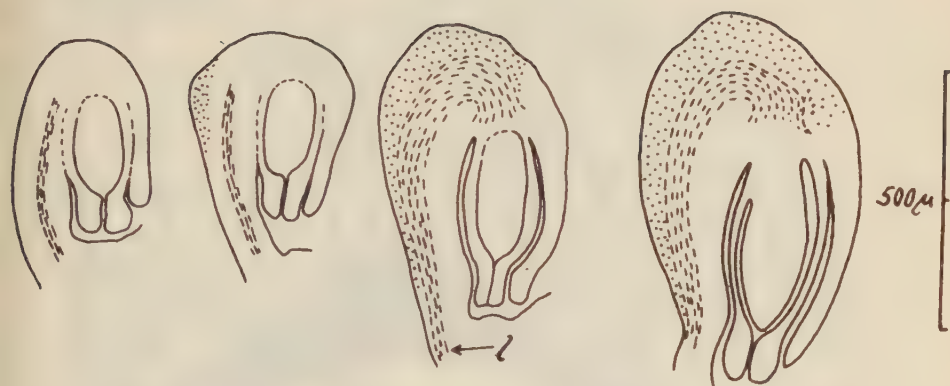


Abb.17: Entstehung des Elaiosomes von Gagea (punktiert die Anlage des Elaiosomes; l = Leitbündel).

teilung vermehrt (Abb. 18b); die Chalazaregion erscheint dadurch leicht nach außen gewölbt.

In dem Maße, wie die Samenanlage durch Bildung der Eizelle und des Endospermutterkernes befruchtungsfähig wird, strecken sich die Zellen i_2 besonders in dem durch Zellteilung schon vorher bevorzugten Bereich. Demgegenüber fallen die Epidermiszellen durch sehr enge Lumina auf. Die Entwicklung führt dazu, daß selbst an reifen Samen die Hypertrophie von der Raphe ausgehend gegen die Chalaza abnimmt (vgl. Abb. 18).

3.) Elaiosom aus der Raphe.

Alle anatropen Samenanlagen sind durch einen langen Rapheteil ausgezeichnet. Nicht selten entwickeln sich die Elaiosomen aus diesem Bereich, z.B. bei Helleborus, Asarum

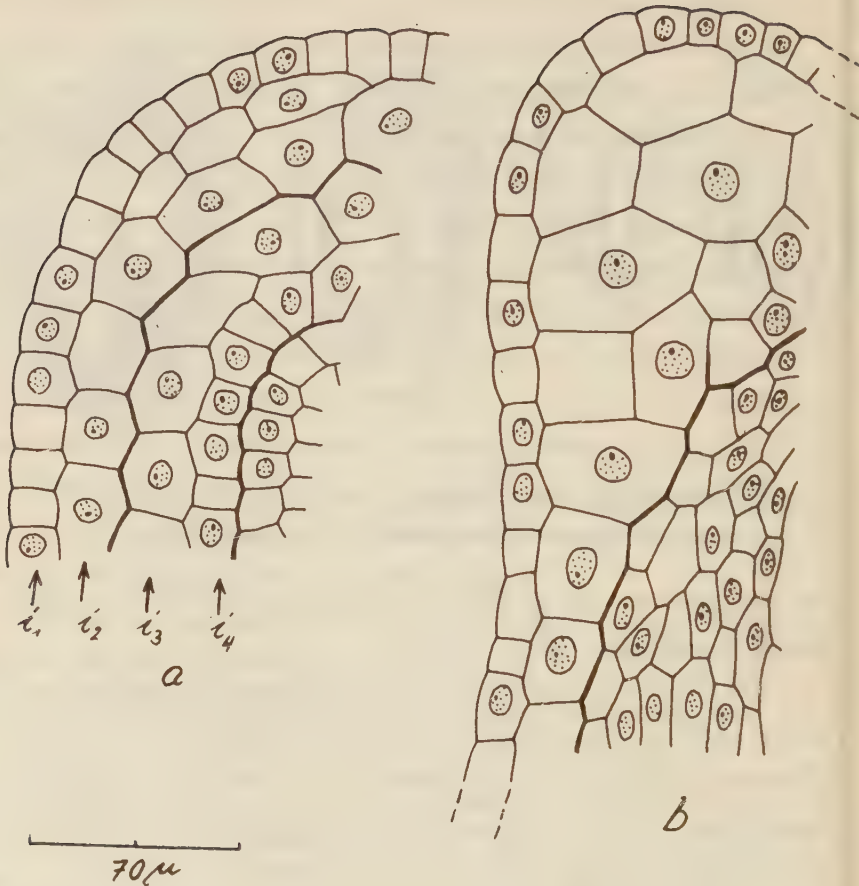


Abb.18: Entwicklung des Elaiosomengewebes von *Gagea* an jungen Samenanlagen. Erläuterung im Text.

und *Chelidonium*. Die Raphe von *Helleborus* ist ungewöhnlich mächtig, im Längsschnitt breiter als der übrige Teil der Samenanlage. An sehr jungen, noch nicht befruchteten findet man folgende Schichtung: ganz außen eine Lage aus zwei Zellreihen (i_1 und i_2), die sich aus kubischen Zellen zusammensetzen; gleich anschließend kommt die Leitbündellage

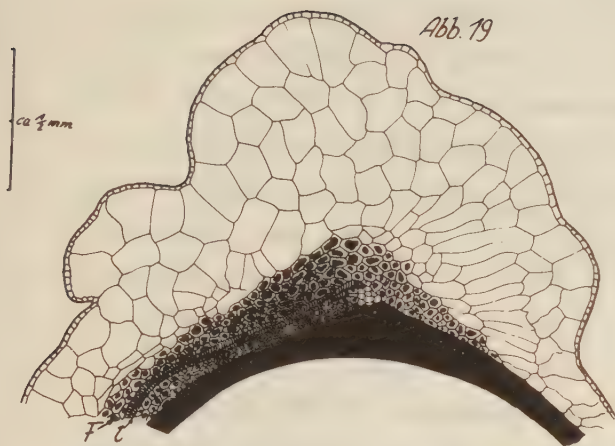


Abb. 19: Elaiosom von Iris ruthenica längs; F = Pett,
L = Leitbündel.

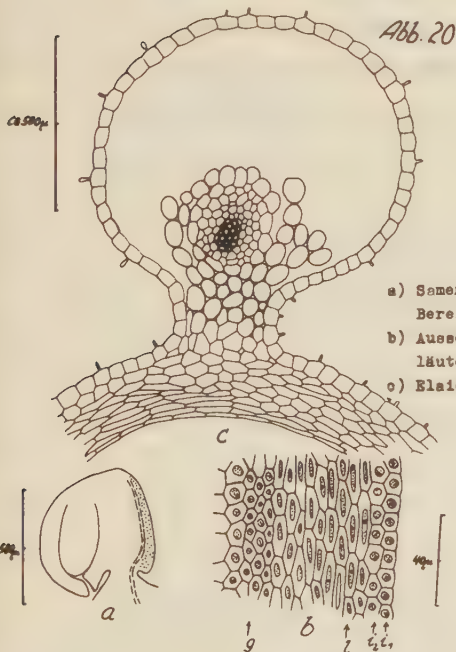


Abb. 20:

- a) Samenanlage von Helleborus längs (punktiert der Bereich des späteren Elaiosomes)
- b) Ausschnitt aus dem Rapheteil der Samenanlage (Erläuterung im Text)
- c) Elaiosom quer

(1) aus 5-7 Reihen langgestreckter Zellen; darunter folgt ein im Verhältnis zu den übrigen Schichten weitleumiges Gewebe mit rundlichen bis quadratischen Zellen, welches den Hauptteil der Raphe ausmacht. Nach der Befruchtung wachsen die genannten Gewebe (g) verschieden stark. Besonders strecken sich die Zellen von i_1 quer zur Längsrichtung der Samenanlage, während die von i_2 , l und g mit jenen nicht Schritt halten. Es entstehen Gewebespannungen, die schließlich dazu führen, daß sich die Schicht i_1 von den übrigen löst; die Folge ist, daß die Lage i_2 das Rapheleitbündel umgibt, die Schicht i_1 jedoch einen schizogenen Hohlraum umspannt.

An der Raphe der noch nicht befruchteten Samenanlage von Asarum fallen bereits die zwei äußeren Zellschichten (i_1 und i_2) durch ihre Gegensätzlichkeit auf. Die äußerste Schicht i_1 ist als Epidermis ausgebildet, deren Zellen an denen der nächsten Schicht (i_2) gemessen sehr klein sind; im mittleren Teil der Raphe fällt auf acht Zellen der Lage i_1 eine Zelle der Schicht i_2 . Zur Chalaza hin nehmen die Zellen von i_2 rasch an Länge ab, dafür an Höhe zu. Auf i_2 folgt eine etwa 10-15 Zellagen umfassende Schicht mit schmal-länglichen Elementen; es entsteht daraus das die Samenanlage versorgende Leitbündel. Endlich schließt sich eine dreischichtige Lage von mehr oder weniger isodiametrischen Zellen an. Nach der Befruchtung vergrößern sich die Zellen von i_2 ungeheuer, während die von i_1 nur im Flächenwachstum Schritt halten, sodaß zuletzt davon nicht viel mehr als ein Netzwerk auf i_2 übrig bleibt, in dem selbst die Zellkerne bei vollständiger Samenreife abgebaut sind. Die apikalen Zellen von i_2 behalten ihren Wachstumsvorsprung bei, wodurch das

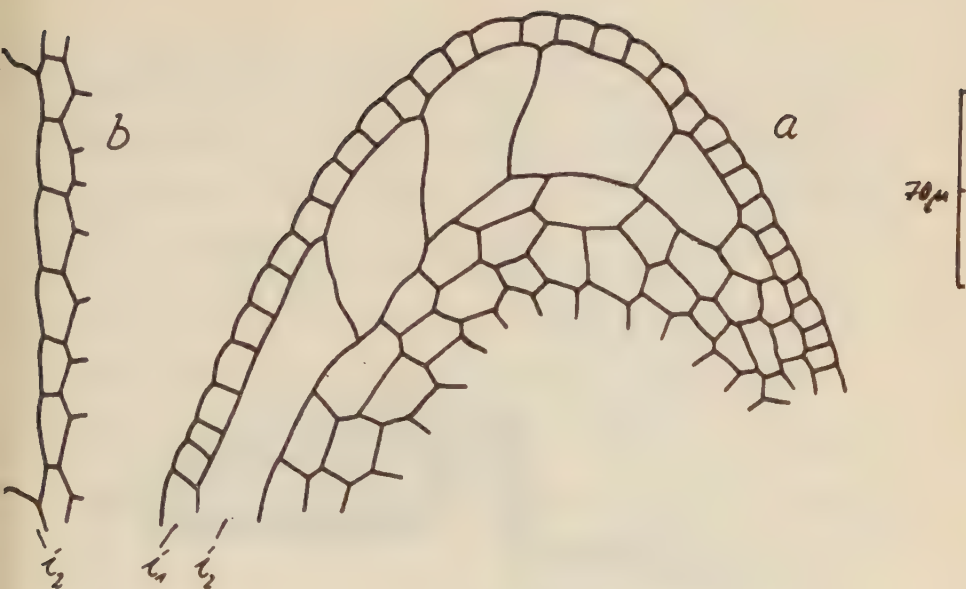


Abb.21: Samenanlage von Asarum längs.

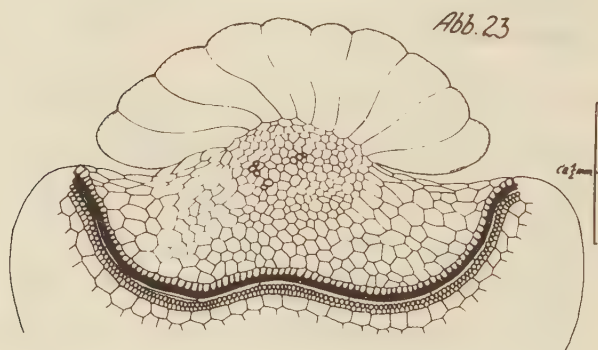
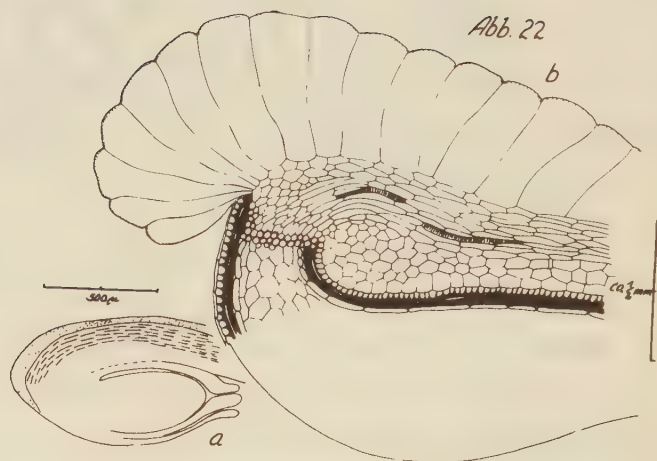
a) Chalazabereich

b) Rapheteil

Erläuterung im Text.

ausgebildete Elaiosom gegen die Chalazaregion etwas überhängt. Wenn auch eine Hypertrophie der Zellen am Chalazapol selber später nicht in Erscheinung tritt (Abb.22), so macht sich zumindest an den Samenanlagen die gleiche Tendenz der apikalen Förderung der Zellstreckung bemerkbar wie bei Gagea und Iris pr.p.. Die Darstellung von KRATZER (1918), die auch GOEBEL (1933) in seine Organographie übernommen hat, läßt die Zellen der Schicht i_1 vermissen.

Die Entwicklung des Elaiosoms von Chelidonium ist erstmalig von SZEMES (1943), besonders hinsichtlich des Auftretens der Inhaltsstoffe, untersucht worden. Die ersten ontogeneti-



schen Stadien glaube ich allerdings schärfer fassen zu müssen. Die Untersuchung von Mikrotomserienschnitten zeigt, daß die jüngsten Entwicklungsphasen (Samenanlage mit Embryosackkern) durch eine Raphe ausgezeichnet sind, die in ihrem mittleren Teil eine leichte Auswölbung erkennen läßt. Dieser Bereich wird durch eine äußere Lage von Zellen gebildet (i_1), die durch ihre größeren Dimensionen die Wölbung der Raphe bedingen. Weiterhin ist deutlich zu sehen, daß einige mittlere Zellen von i_1 perikline Zellteilungen durchgemacht haben, wodurch die Lage i_2 zu entstehen beginnt. Die neuen Zellwände liegen dabei nicht parallel zur Wölbung der Raphe, sondern bilden in ihrer Gesamtheit eine treppenförmige Linie, derart, daß die zur Plazenta gerichteten Teile in i_1 höher sind als die Chalaza-wärts schauenden (vgl. Abb. 24). Die Zellen von i_2



Abb. 24: Chelidonium: äußere Zellschichten der Raphe, aus denen das Elaiosom hervorgeht. Erläuterung im Text.

verhalten sich entsprechend umgekehrt. Damit ist die spätere akrotone Entwicklung des Elaiosomes von Chelidonium bereits in diesem Stadium zu erkennen; sie wird später so zunehmen,

daß das fertige Elaiosom hahnenkammartig überhängen wird. Auf die Schicht i_2 folgt eine mit länglichen Zellen (l), aus der sich nach und nach das Raphel Leitbündel differenziert. Bei den älteren, befruchtungsfähigen Samenanlagen (Eizelle, Endospermutterzelle) haben sich die Zellen von i_1 sehr stark gestreckt; sie bilden später die Schlauchzellenschicht. Einige Zellen von i_2 teilen sich noch einmal; sie machen später die ein- bis zwei-schichtige Basalzellenlage aus.

Die zur näheren Verwandtschaft von *Chelidonium* gehörende Gattung *Stylophora* weist eine etwas unterschiedliche Entwicklung auf. Hier erscheinen nämlich an der Raphe zwei Auswölbungen, von denen allerdings bloß die obere, zur Chalaza nähere, zum Elaiosom wird. Die Schicht i_2 entsteht in der bei *Chelidonium* beschriebenen Art asymmetrischer Zellteilung. In der weiteren Ontogenese strecken sich die Zellen von i_1 papillenartig vor und bilden schließlich lange, saftige Haare, die nur am Grunde miteinander verbunden sind. Auch durch dieses Beispiel wird die Annahme von BAILLON (1874) bestätigt, wonach die als Flugorgane dienenden Samenhaare (*Epilobium*, *Vincetoxicum* etc.) morphologisch gleichwertig den Arillen im weiteren Sinne sind.

Bei den kampylotropen Samenanlagen ist der Rapheteil stark abgekürzt, ihre Rapheelaiosomen besitzen daher nur eine geringe Ansatzfläche. Die sehr jungen Samenanlagen von *Corydalis* fallen an der Raphe durch eine Ausbauchung auf, deren Differenzierung in der nämlichen Weise erfolgt wie bei *Chelidonium* (vgl. Abb. 27 und 28).

Bei *Reseda* bildet sich das Elaiosom nicht durch Hypertrophie einer äußeren Zell-Lage; die einzelnen Elemente

Abb. 25



Abb. 26

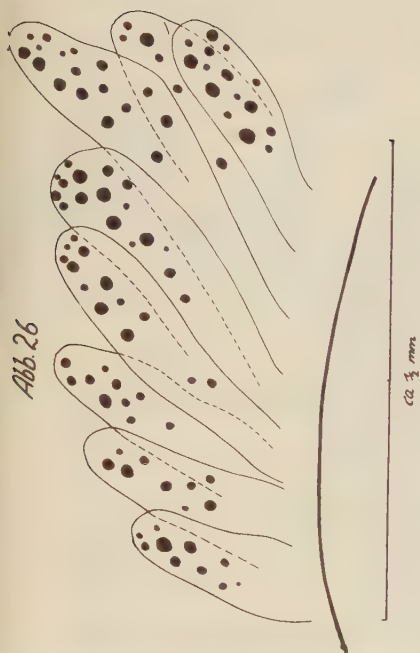


Abb. 28



Abb. 29





Abb.27: Entwicklung des Elaiosomes von *Corydalis* (punktiert Bereich des späteren Elaiosomes).

wachsen gleichermaßen und speichern alle Fett (Abb. 29).

Das Elaiosom von *Viola* (Abb.80a) nimmt eine Übergangstellung ein; hauptsächlich beteiligt sich an seinem Aufbau die Raphe (GOEBEL 1882), teilweise auch die Funikulusregion (z.B. *Viola odorata*) und der Exostomrand des Außenintegumentes.

4.) Elaiosom aus dem Funikulus.

Durch die Verfolgung des Entwicklungsverlaufes von anatropen Samenanlagen ist seit GOEBEL (1933) bekannt, daß die Raphe keineswegs den mit der Samenanlage verwachsenen Funikulus darstellt. Deshalb sollen die Auswüchse am Funikulus von denen der Raphe unterschieden werden; die Rapheauswüchse liegen zwischen Hilum und Chalaza, die des Funikulus sind dagegen nur bis zum Hilum ausgeprägt, bzw. meist auf das Hilum selber beschränkt. Solche Hilumwucherungen können an amphi- und kampylotropen Samenanlagen auftreten.

Die Elaiosomenentwicklung von *Moehringia* zeigt nachfolgend beschriebenes Ausgangsstadium. Bei den bereits mit

Endospermutterzelle, Eizelle etc. versehenen Samenanlagen zeigt das Hilum einen aus kleineren Zellen bestehenden Mittelteil, der randlich von einer einschichtigen Zelllage abgeschlossen wird, die sich aus jeweils etwas größeren Einzelelementen (z_{1-7} bzw. z'_{1-7}) zusammensetzt (Abb. 30). Von

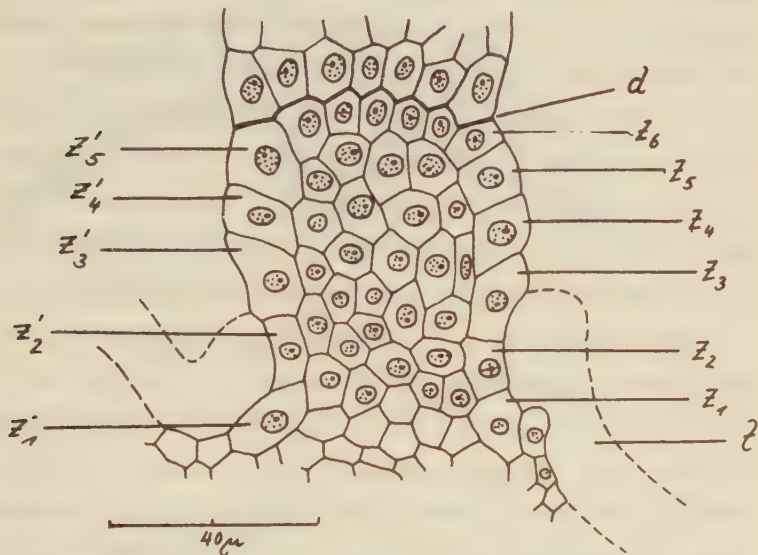


Abb.30: Funikulus der Samenanlage von *Moehringia*.

(d = Dehissenzstelle, t = Testa, z = Initialen
der Elaiosomeszellen)

ihnen wachsen die Zellen z'_3 mit 5 bzw. z_3 mit 5 zu den schlauchförmigen Elaiosomenzellen heran. z'_3 bzw. z_3 streckt sich hierbei am stärksten. Sie weisen schon in einem sehr frühen Entwicklungsstadium jene für später so charakteristische asymmetrische Form auf (Abb. 31). Die basitone Entwicklung bedingt die hutpilzförmige Form des Elaiosomes. Die gleichfalls zur Ordnung der Caryophyllales gestellten Portulaccaceae tragen an ihren Samen hin und wieder Elaiosomen, die ebenfalls am Funikulus entstehen (Claytonia).

Überhaupt scheint die Tendenz von besonderen Funikulusbildungen in der Gruppe der Centrospermae immer wieder verwirklicht zu werden; man denke nur an die von GOEBEL (1933) geschilderten flügelartigen Funikulusauswüchse bei *Opuntia*, oder an die korkartigen Anhängsel von *Mamillaria*; auch die Auswüchse an den Samen der Phytolaccaceen-Gattungen *Gyrostemon* und *Didymotheca* (Abbildungen bei HEIMERL 1889) sowie der Aizoacee *Glinus radiatus* (Abbildung bei PAX 1889) sind Funikulus-bürtig. Das Elaiosom von *Primula vulgaris* (und verwandten Arten) (Abb.32) zeigt für die Überordnung der Heteromerae die nämliche Entstehungsmöglichkeit (bei ENGLER wie die vorigen Gattungen zu den Centrospermae gestellt) auf.

Die Histogenese des Elaiosomes von *Sarothamnus* verdient eine nähere Betrachtung, da sie zeigt, wie ein vielzelliger, mächtiger Körper durch Zellteilungen einer einzigen Schicht entstehen kann. Bereits BACHMAN (1885) erkannte, daß am Funikulus der jungen amphitropen Samenanlagen ein ungleich starker, gegen die Mikropyle an Größe abnehmender Ringwulst auftritt (Abb.34). Es handelt sich um die erste sichtbare Anlage des Elaiosomes, die erst kurz nach der Blütezeit erfolgt. Die Histologie dieser beginnenden Anschwellung läßt erkennen, daß die Verdickung auf radialer Streckung und nachfolgender Querteilung epidermaler Zellen beruht (vgl. Abb.33).

Die Entwicklung des Elaiosomes von *Veronica hederifolia* durch einen seitlichen Auswuchs des Funikulus auf der einen, der Raphe auf der anderen Seite hat CHATIN (1874) beschrieben und abgebildet.

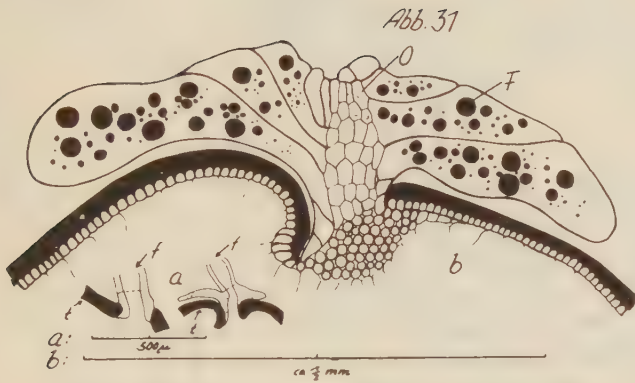


Abb. 31: Moechringia trinervia

- a) zwei Stadien der Ontogenie, f = Funikulus, t = Testa
 b) Elaiosom des reifen Samens längs, r = Fett,
 O = Oxalatdrusen.

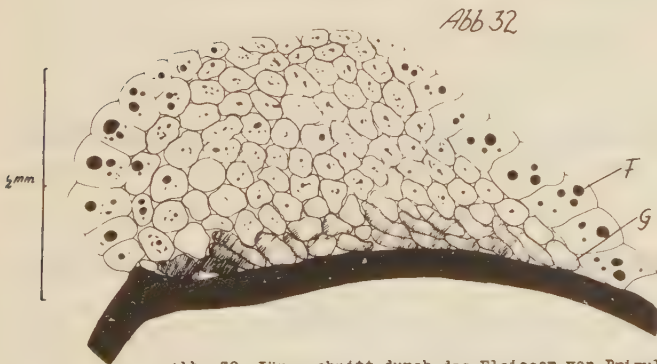


Abb. 32: Längsschnitt durch das Elaiosom von Primula vulgaris.
 F = Fett, G = mit gelben Inhalt angefüllte Zellen.

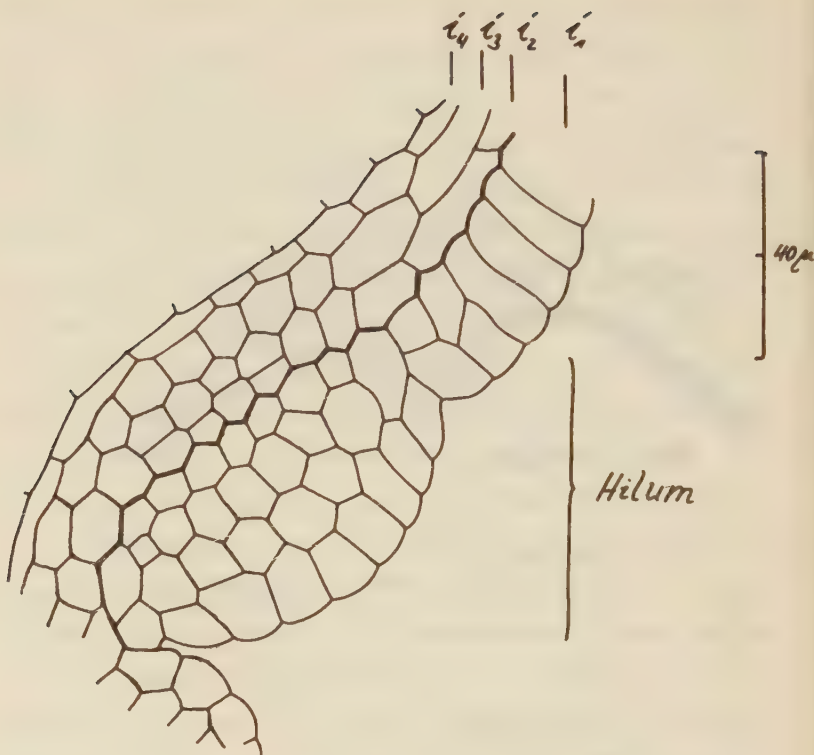


Abb.33: Hilumregion der Samenanlage von Sarothamnus längs,
i₁ bis i₄ die vier äußeren Schichten.

5.) Elaiosom Teil des Außenintegumentes nahe der Mikropyle.

Die Entstehungsweise aus dem Mikropylarrand des äußeren Integumentes ist für Euphorbia (BAILLON 1858, SCHWEIGER 1905) und für Polygala (CHODAT 1890, HOLZNER 1902) aufgezeigt worden. Auch bei den Gattungen Scilla und Chionodoxa ist diese Möglichkeit verwirklicht.

Bei Chionodoxa z.B. (Abb.35) verdicken sich die Integumente im Mikropylbereich merklich. Das Innenintegument ragt

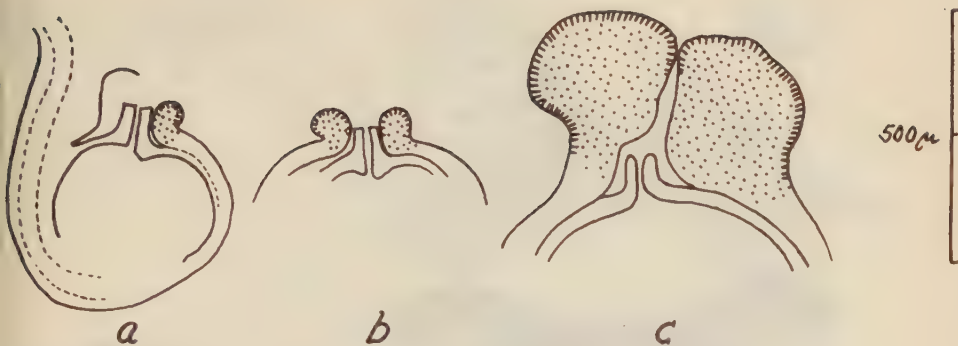


Abb.35: *Scilla*; Entwicklung des Elaiosomes, a) und b) Längs- und Sagittalschnitt durch das nämliche Entwicklungsstadium, c) Sagittalschnitt durch ein fortgeschrittenes Stadium (punktiert der Bereich des späteren Elaiosomes).

schnabelförmig über die Mikropyle hervor; es setzt sich in diesem Bereich aus 4-7 Schichten zusammen, während es sonst nur zwei Zellagen aufbauen. Das vierschichtige Außenintegument bildet schon an sehr jungen Samenanlagen (Embryosackzelle noch nicht differenziert) am Exostomrand einen Wulst, dessen Zellen in radialen Reihen angeordnet sind. Die weitere Entwicklung läßt vor allem eine Förderung dieses Wulstes erkennen, während das Innenintegument einschließlich des Schnabels die verhältnismäßig geringmächtige Sklerotesta späterhin abgibt. Dieser zunächst nur auf Zellteilungen zurückzuführende Wulst fehlt den nächstverwandten Arten der Familie, die nicht mit einem entsprechenden Elaiosom begabt sind, in allen Phasen der Ontogenie (Abb. 12). An den befruchteten Samenanlagen beginnt sich die äußerste Schicht des Integumentwulstes durch größere Zell-

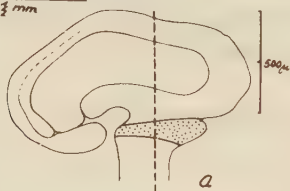
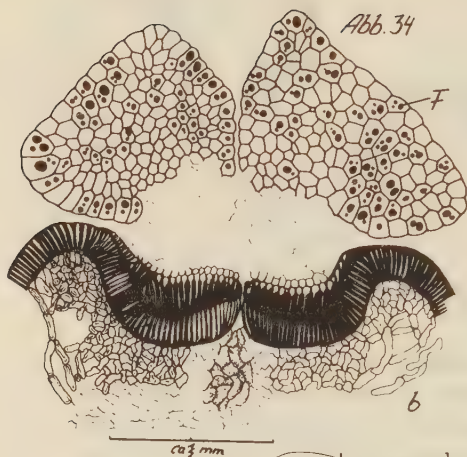




Abb.37

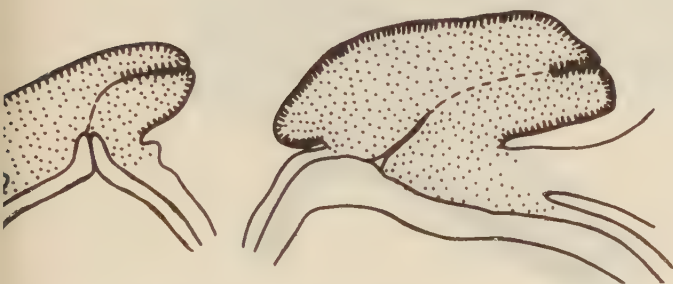
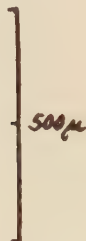


Abb.37:Entwicklungsstadien des Elaiosomes von Euphorbia
(cyparissias)

Abb.38

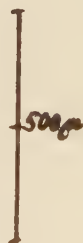


Abb.38:Entwicklungsstadien des Elaiosomes von Polygala
(punktiert der Bereich des späteren Elaiosomes)

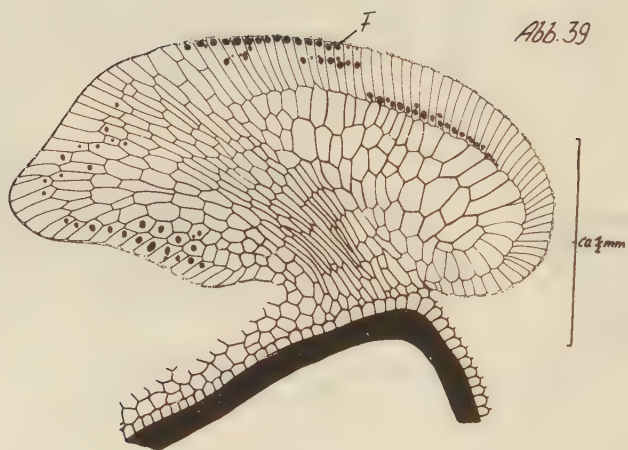


Abb 41

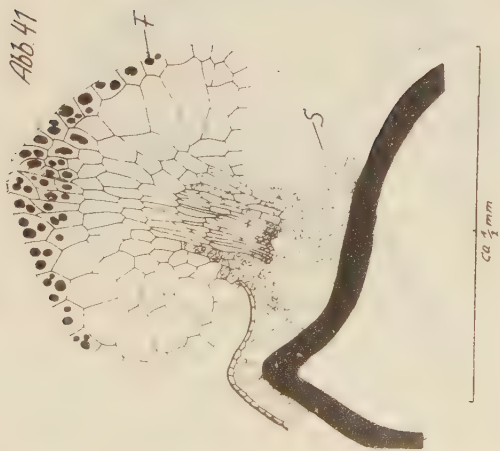


Abb 42

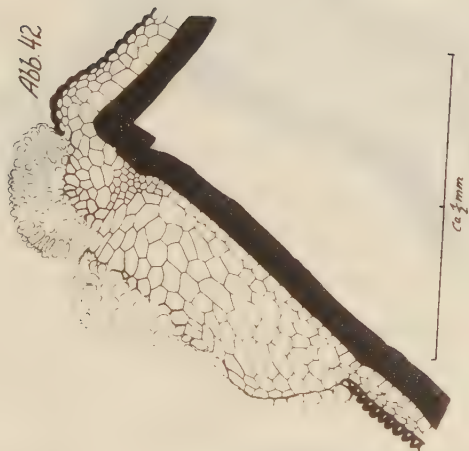


Abb. 43

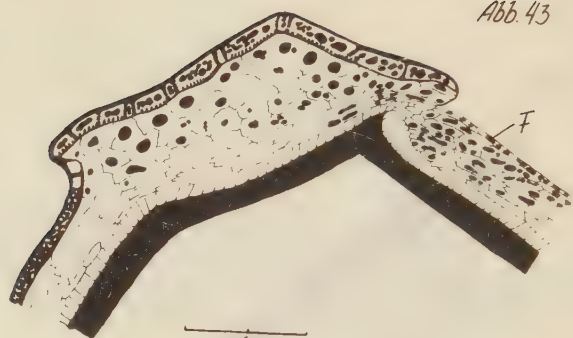
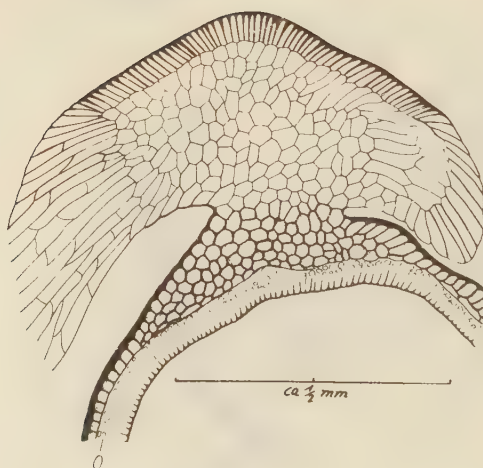


Abb. 44



und Kerngröße zu differenzieren; ihre spätere Hypertrophie hat damit begonnen. Auch deuten sich im übrigen Gewebe größere, später idioplastische Zellen an, in denen zuletzt Oxalatrappiden bündelartig eingelagert werden.

Während bei *Scilla* und *Chionodoxa* der Exostomrand des Außenintegumentes nur Funikulus-abseitig das Elaiosom bildet, beteiligt sich bei *Euphorbia* und *Polygala* auch der dem Funikulus zugewandte Teil an seinem Aufbau (Abb. 37 und 38). Die Histogenese der Gewebe von *Euphorbia cyparissias* macht deutlich, daß die später fettführenden Außenzellen sich durch ihre zylindrische Gestalt von den übrigen Zellen des Wulstes schon in frühen Phasen der Ontogenie zu unterscheiden beginnen. Während der weiteren Entwicklung nehmen bei anderen Arten nach und nach auch die übrigen Zellen eine länglich-zylindrische Form an, so daß sie sich von den palisadenförmigen Außenzellen des endgültigen Elaiosomes nur wenig unterscheiden (z.B. *Euphorbia amygdaloides*). Ein hypertrophes Auswachsen einzelner Zellagen unterbleibt bei allen *Euphorbia*-Elaiosomen. Bei *Euphorbia exigua* (Abb.41) und *Euphorbia helioscopia* (Abb.42) bleiben die Außenzellen im Wachstum gegenüber den anderen sogar zurück. Wenn somit die Ontogenie der *Euphorbia*-Elaiosomen nicht zu einer morphologischen Sonderstellung der äußeren Zellschichten führt, so ist doch eine physiologische Differenzierung insofern gegeben, als die Fettspeicherung nur außen erfolgt. Während bei *Euphorbia* die Anschwellung zum Elaiosom streng auf den Exostombereich des Außenintegumentes beschränkt ist, greift sie bei *Mercurialis* auch auf die Testa über. Es ist damit ein Übergang eines lokalisierten Arillus zur Sakrotesta gegeben (Abb.43).

Bei *Polygala* sind die schmal-zylindrischen Außenzellen in späteren Ontogeniestadien von den übrigen des Elaiosomes gut geschieden. Es kommt sogar, sobald der Same zu reifen beginnt, an den drei Hauptwachstumszonen des Elaiosomes zu einer beträchtlichen Streckung der epidermalen Zellen. An den befruchtungsreifen Samenanlagen fällt dagegen der Rand des Außenintegumentes noch durch keine Bildungsabweichung auf. Nur die Einziehung von Längswänden in der äußersten Zellage des Funikulus-abseitigen Außenintegumentteiles wird eben wahrnehmbar. Im Verlaufe der weiteren Entwicklung erfährt besonders dieser Teil eine entschiedene Wachstumsförderung, während demgegenüber der Funikulus-zugewandte Bereich etwas zurückbleibt. Dies führt letztlich dazu, daß er sich über die Mikropyle und selbst über den Funikulus-abseitigen Teil legt (Abb.38).

6.) Elaiosom Teil des Endosperme.

Die Entstehung des Elaiosomes aus dem Endosperm stellt einen völlig andersartigen, bisher unbekannten Entwicklungstyp dar. Er ist bei den Scrophulariaceen-Gattungen *Melampyrum* und *Lathraea* verwirklicht. Die Herkunft des Elaiosomes von *Melampyrum* ist durchwegs falsch oder ungenau beurteilt worden. BERLANDER (1906) spricht sich für eine Chalazabildung aus, eine Annahme, die HEINRICHER (1909) und MORTON (1912) übernehmen. NETOLITZKY (1926) schreibt dagegen nur vom zerschlitzten, kappenförmigen Integument, welches als Elaiosom gelte. Wenn man die Ontogenie seit den frühesten Stadien verfolgt (Abb.45), fällt zwar anfangs eine recht mächtige Chalaza auf, die sogar $\frac{1}{3}$ der gesamten Samenanlage aus-

machen kann. Der Grundkörper des Elaiosomes entsteht aber durch Abtrennung und Einschnürung des antipodalen Endospermteiles. Integument- und Chalazaresten bleiben als zerschlitzte Haube über diesem sitzen. Somit beteiligt sich in erster Linie das Endosperm, in weit geringerem Maße das Integument und die ehemalige Chalazaregion am Aufbau des Elaiosomes. Es soll daher die Endospermentwicklung, deren Anfangsstadien seit HOFMEISTER (1859) und BALICKA-IWANOWSKA (1899) bekannt sind, verfolgt werden. In der jungen Samenanlage gliedert der Embryosack eine Endospermutterzelle, eine Eizelle sowie je zwei Mikropylar- und Chalazahaustorien ab. Nach und nach entsteht darauf durch Schwund des Embryosackes ein Hohlraum, der durch die beiden Chalazahaustorien überbrückt wird. Nach der Befruchtung beginnt sich das Endosperm nach dem zellulären Modus zu teilen, wobei sich sein antipodaler Teil schließlich konkav einzudellen beginnt. Mit diesem Pol wächst das Endosperm in den vorhin genannten Hohlraum hinein, der sich seinerseits zwar stetig vergrößert, aber schließlich doch vom Endosperm ganz ausgefüllt wird. Die Endospermwindung bleibt während der ganzen Ontogenie erhalten und enthält bis zuletzt die Reste des Chalazahaustoriums. Bald läßt sich auch im unteren Drittel des Endosperms eine kleine Einschnürung bemerken, in deren Bereich ein meristemähnliches Gewebe das Endosperm in einen oberen größeren und unteren kleineren Teil scheidet. Es handelt sich um ein typisches Scheidengewebe. Der untere Bereich wird zum Elaiosom. Seine epidermalen Außenzellen teilen sich in der Nähe des Scheidengewebes quer und strecken sich gegenüber den benachbarten deutlich. Dadurch bildet sich ein überste-

hender Rand; sein vorausseilendes Wachstum verursacht die größte Breite des Elaiosomes in diesem Bezirk. Auch der obere Endospermteil gewinnt an Breite. Die beiden Endospermteile schnüren sich im Verlaufe der Entwicklung immer mehr ab, da das Scheidengewebe nach seiner Bildung nicht mehr weiter wächst. Vielmehr lagern sich in ihm dunkle Pigmente ab, die es als schwarzes Band erscheinen lassen (Abb.46). Das Elaiosom nimmt nach dieser Abtrennung vom übrigen Endosperm durch besondere Differenzierung einzelner Zellgruppen (bei SERNANDER 1906 beschrieben) seine endgültige Form an. Die das Elaiosom umgebende Integumenthülle ist auf zwei bis drei Zellschichten reduziert; die ehemalige Chalazaregion fällt nunmehr kaum auf.

In den Grundzügen ähnlich verläuft die Entwicklung des Elaiosoms von *Lathraea* (Abb.48 und 49). SERNANDER (1906) kennzeichnete es als Anschwellung der Hilumregion. HOFMEISTER (1859) bildet sowohl die junge Samenanlage als auch mehrere Primärstadien der Endospermentwicklung ab. In Übereinstimmung mit der Entwicklung bei *Melampyrum* wächst das Endosperm am antipodialen Ende in den vom Embryosack herrührenden Hohlraum, doch wird dieser selbst im reifen Samen nicht ganz ausgefüllt. Im Gegensatz zu *Melampyrum* kommt es zu keiner Reduzierung des Integumentes. Dieses und die bogenförmig gekrümmte Chalazaregion bauen mitsamt dem Endosperm das Elaiosom auf. Es bildet sich auch kein so deutlich ausgeprägtes Scheidengewebe wie bei *Melampyrum*, wenn auch im Grenzbereich von Elaiosomen-Endosperm und Keimlings-Endosperm eine Lage bemerkt werden kann, deren Zellen weniger messen als die der anstoßenden Teile und welche einen leichten

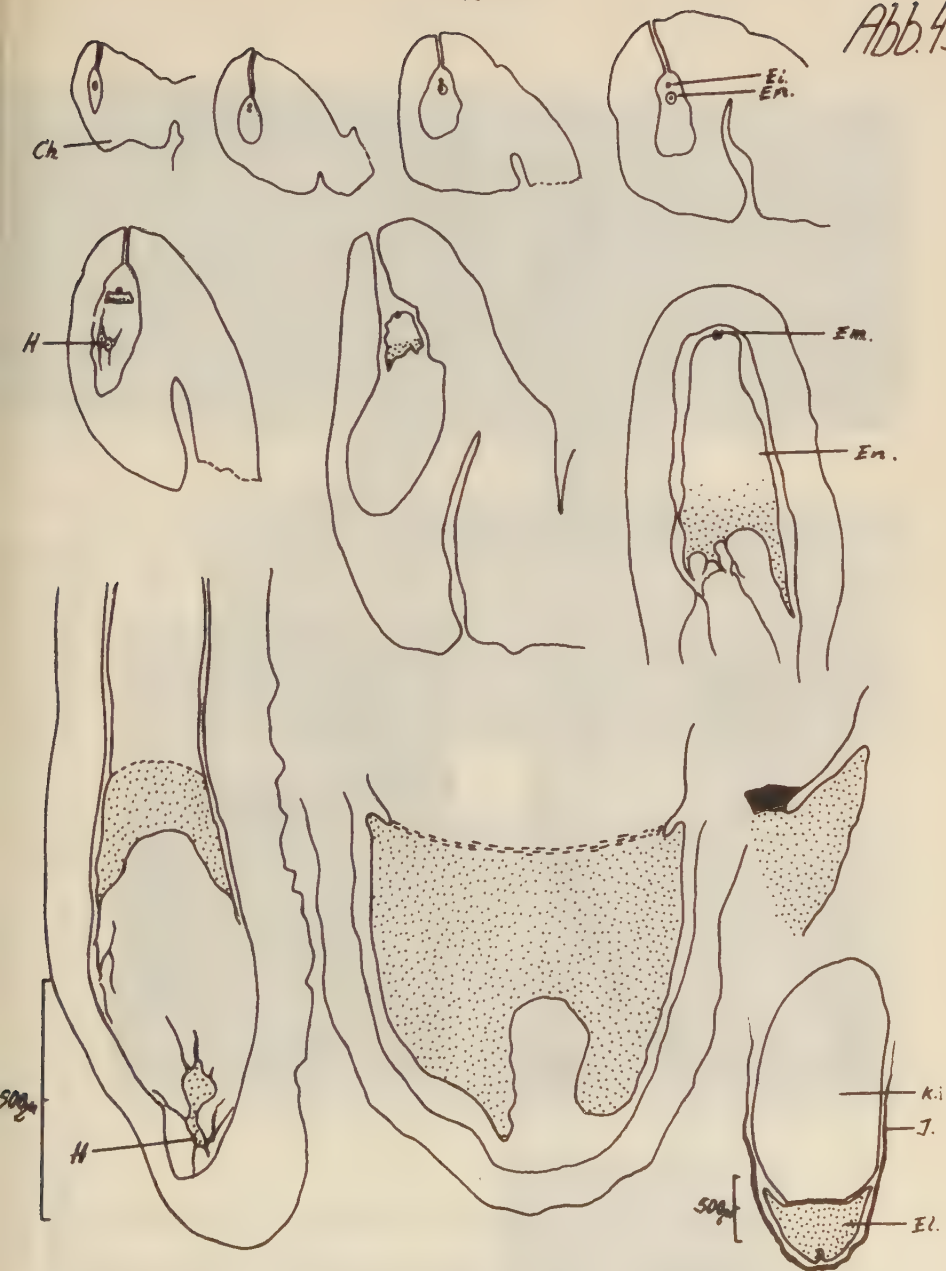


Abb. 45: Entwicklung des Elaiosomes von *Melampyrum*,
 Ch = Chalaza, Ei = Eizelle, En = Endosperm,
 H = Haustorium, I = Integument, KE = Keimlings-
 endosperm, El.E = Elaiosomenendosperm.
 Em = Embryo; M = Mikropyle

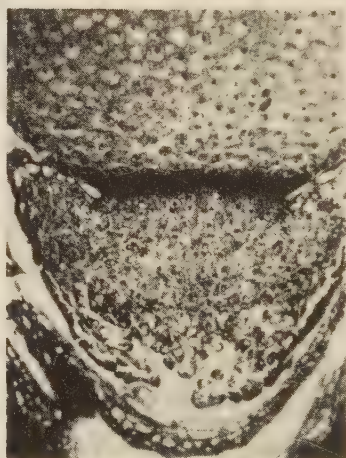
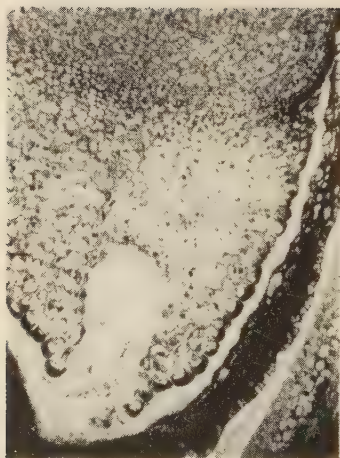
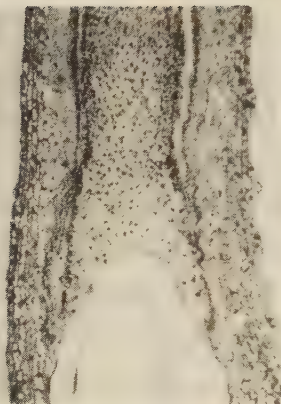
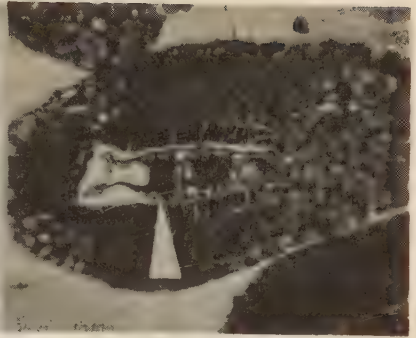
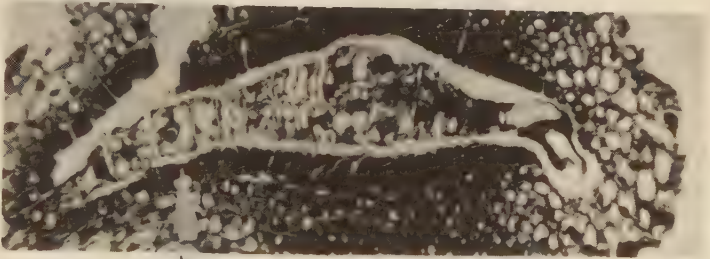


Abb.46: Bildung des Scheidengewebes bei *Melampyrum*. Erläuterung im Text.

Farbunterschied zu ihrer Umgebung aufweisen. Die Zweiteilung des Endosperms ist bereits in sehr frühen Stadien der Ontogenie fixiert; bereits der junge Endospermkörper (Abb.48b) besitzt ein antipodiales Ende, in welchem die Zellen sich

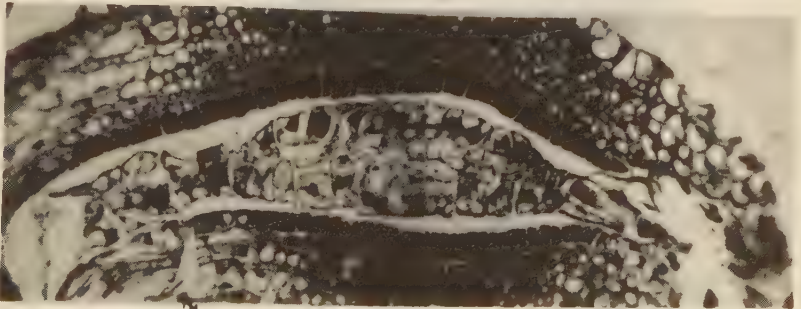


ET

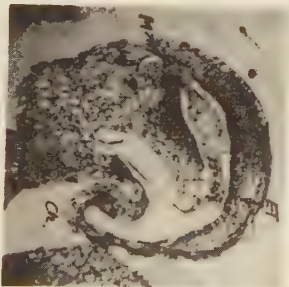


ET

100 μ

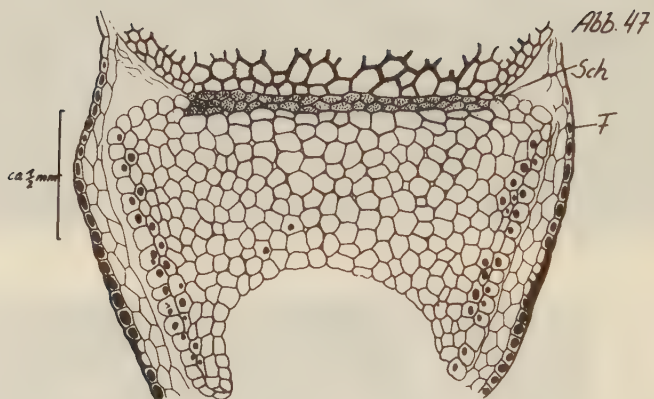


ET



500 μ

Abb. 48: Entwicklung des Elaiosoms von Lathraea aus dem Endosperm
a) - d) verschiedene Stadien (ET = Elaiosomenteil des



nicht so oft teilen und sich weniger stark strecken. Das führt schließlich zu einem kugelförmig oberen und einem schmal-walzenförmigen unteren Endospermteil (Abb.49).

Im Elaiosomenbereich fällt in reiferen Stadien das Endosperm durch erheblich geringere Zellwanddicke auf.

7.) Elaiosom aus dem Exokarp.

Bei den Apokarpieen der Gattungen *Anemone* Sect. *Anemone* und Sect. *Hepatica*, *Adonis* Sect. *Consolida*, *Ranunculus* Sect. *Ficaria*, sowie bei den Nüßchen der Gattungen *Lamium* und *Ballota* stellt das Elaiosom den fleischigen basalen Teil des Epikarpes, seltener auch des Mesokarpes dar. Die Balgfrüchte der genannten Ranunculaceen besitzen einen mehr oder weniger ausgeprägten Stiel, der jedoch wegen der peltaten Entstehungsweise dem Karpell zuzurechnen ist (TROLL 1932). Die Herkunft der Elaiosomen aus der Karpellwandung bei den Ranunculaceae wurde schon von SERNANDER (1906) richtig erkannt. Ein hypertrophes Streckungswachstum tritt nur während der Ontogenie von *Anemone hepatica* auf. Bei einigen Arten schwindet der Zellinhalt des basalen Teiles des Mesokarpes, wie bei *Adonis vernalis* und *Ranunculus ficaria*. Es entsteht dadurch ein das Licht total reflektierender inhaltsstoffreier oder -armer Grundkörper, auf dem die fleischigen epidermalen Außenzellen des Elaiosomes ruhen.

Das Elaiosom von *Lamium* (und *Ballota*) geht nicht wie SERNANDER angibt in erster Linie aus der Fruchtachse hervor. Es entsteht zwar bei nicht medianer Schnittführung der

Abb. 50: Elaiosom von Anemone hepatica, F = Fett.

Abb. 51: Elaiosom von Anemone nemorosa, F = Fett, S = Stärke.

Abb. 52: Elaiosom von Adonis vernalis, Leitbündel des Karpelles
nur streckenweise in der Schnittebene liegend,
F = Fett, Ch = Chlorophyllkörner.

Abb. 53: Elaiosom von Ranunculus ficaria, Leitbündel des
Karpelles nur teilweise in der Schnittebene liegend;
F = Fett, S = Stärke.

Abb. 50

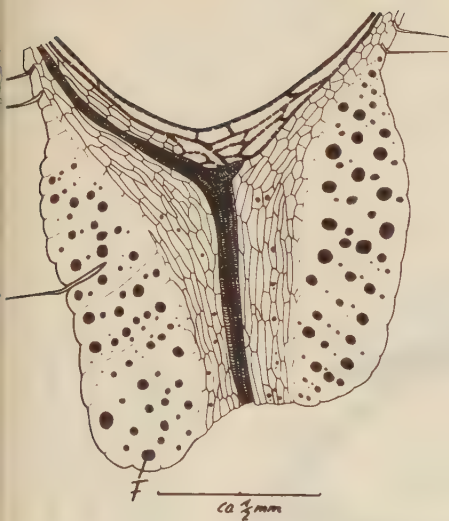


Abb. 51

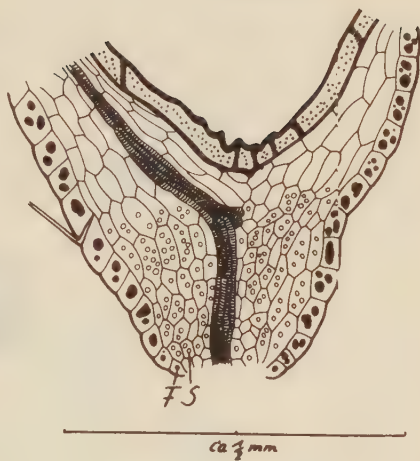


Abb. 52

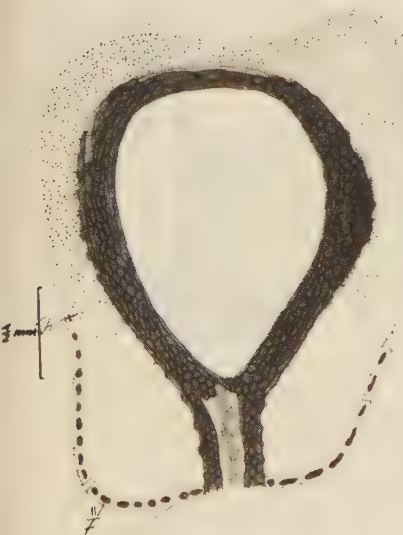


Abb. 53

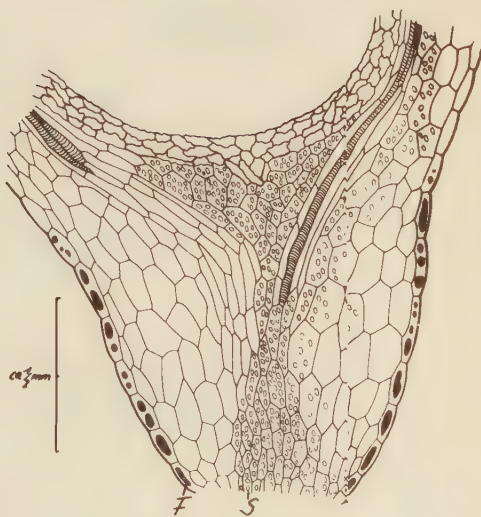
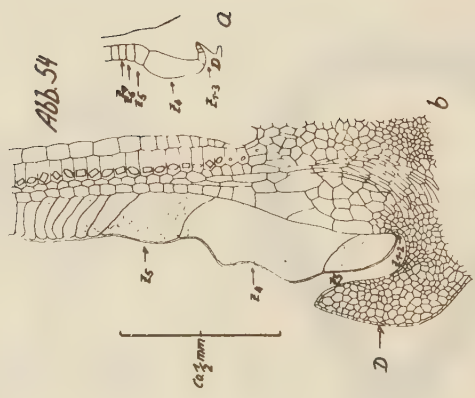


Abb. 55



Z_{13} →
 Z_{12} → Z_{11} → Z_{10} → Z_9 → Z_8 → Z_7 → Z_6 → Z_5 → Z_4 → Z_3 → Z_2 → Z_1

Abb. 54



Z_5 →
 Z_4 →
 Z_3 →
 Z_2 →
 Z_1 →
 Z_0 →
 Z_{-1} →
 Z_{-2} →
 Z_{-3} →
 Z_{-4} →
 Z_{-5} →
 Z_{-6} →
 Z_{-7} →
 Z_{-8} →
 Z_{-9} →
 Z_{-10} →
 Z_{-11} →
 Z_{-12} →
 Z_{-13} →
 Z_{-14} →
 Z_{-15} →
 Z_{-16} →
 Z_{-17} →
 Z_{-18} →
 Z_{-19} →
 Z_{-20} →
 Z_{-21} →
 Z_{-22} →
 Z_{-23} →
 Z_{-24} →
 Z_{-25} →
 Z_{-26} →
 Z_{-27} →
 Z_{-28} →
 Z_{-29} →
 Z_{-30} →
 Z_{-31} →
 Z_{-32} →
 Z_{-33} →
 Z_{-34} →
 Z_{-35} →
 Z_{-36} →
 Z_{-37} →
 Z_{-38} →
 Z_{-39} →
 Z_{-40} →
 Z_{-41} →
 Z_{-42} →
 Z_{-43} →
 Z_{-44} →
 Z_{-45} →
 Z_{-46} →
 Z_{-47} →
 Z_{-48} →
 Z_{-49} →
 Z_{-50} →
 Z_{-51} →
 Z_{-52} →
 Z_{-53} →
 Z_{-54} →
 Z_{-55} →
 Z_{-56} →
 Z_{-57} →
 Z_{-58} →
 Z_{-59} →
 Z_{-60} →
 Z_{-61} →
 Z_{-62} →
 Z_{-63} →
 Z_{-64} →
 Z_{-65} →
 Z_{-66} →
 Z_{-67} →
 Z_{-68} →
 Z_{-69} →
 Z_{-70} →
 Z_{-71} →
 Z_{-72} →
 Z_{-73} →
 Z_{-74} →
 Z_{-75} →
 Z_{-76} →
 Z_{-77} →
 Z_{-78} →
 Z_{-79} →
 Z_{-80} →
 Z_{-81} →
 Z_{-82} →
 Z_{-83} →
 Z_{-84} →
 Z_{-85} →
 Z_{-86} →
 Z_{-87} →
 Z_{-88} →
 Z_{-89} →
 Z_{-90} →
 Z_{-91} →
 Z_{-92} →
 Z_{-93} →
 Z_{-94} →
 Z_{-95} →
 Z_{-96} →
 Z_{-97} →
 Z_{-98} →
 Z_{-99} →
 Z_{-100}

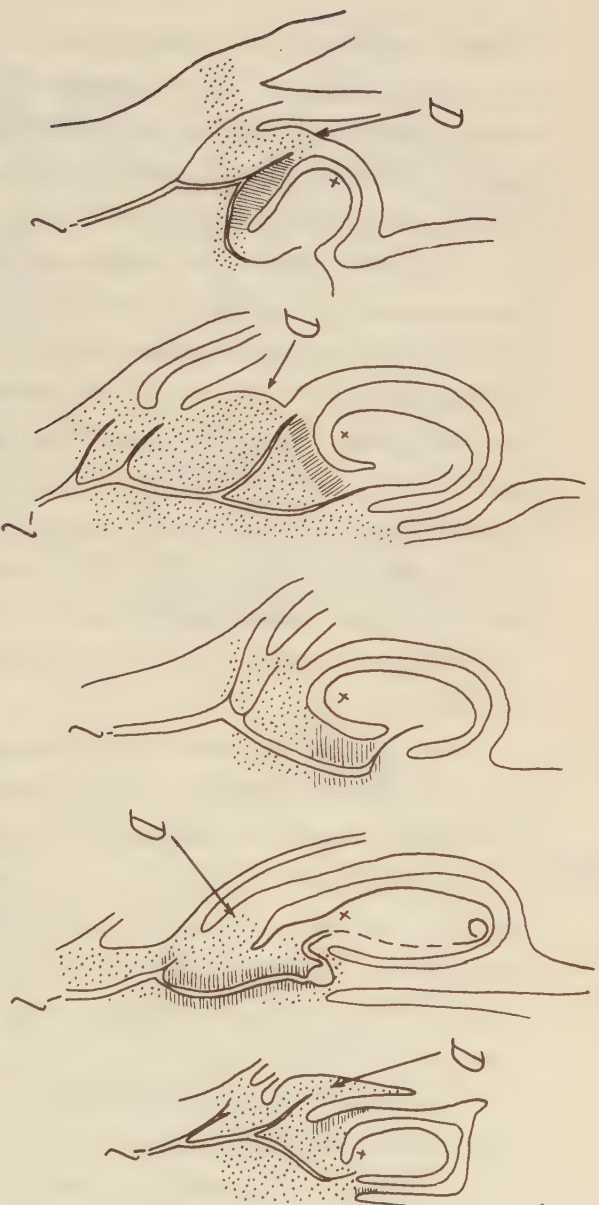
*Symphytum**Rosmarinus**Ajuga**Verbena**Lamium*

Abb. 56: Vergleichende Darstellung des Blütenbodens einiger Lamiaceen, Verbenaceen und Boraginaceen. Punktiert ist der Bereich des Torus, schraffiert die fettspichernden Gewebe. D = Diskus; L = Leitbündel. Das Kreuz gibt die Lage der Mikropyle an.

falsche Eindruck eines größeren basalen Achsenteiles, in Wirklichkeit umgeben aber die großen fleischigen Elaiosomenzellen den unteren Bereich der Karpellwand. Die Entstehung wurde an Hand von Mikrotomserienschnitten im Vergleich zu *Stachys silvatica* (letztere besitzt kein Elaiosom) untersucht, um einen Maßstab der Differenzierung der späteren Elaiosomenzellen während der Ontogenie zu erhalten. Bereits in frühen Entwicklungsstadien (Blüte noch geschlossen) lassen sich am Grunde des jungen Fruchtknotens von *Lamium* oberhalb des Diskus besonders umfangreiche Epikarpzellen beobachten, deren Maße von der Zelle z_4 ausgehend stetig abnehmen; während die Zelle z_4 eine Länge von $170\ \mu$ erreicht, mißt z_5 nur noch ca. $30\ \mu$, z_6 und z_7 nur noch ca. $17\ \mu$ usw. (Abb. 54). Diese Größenverhältnisse bleiben während der ganzen Ontogenie erhalten; z_4 macht auch später den Hauptteil des Elaiosoms aus.

Bis auf die innersten Flächen umgreift das so angelegte Elaiosom die ganze Frucht. An den äußeren Wänden der Klausen weist das Elaiosom den stärksten Hypertrophiegrad auf.

Bei *Stachys silvatica* zeigt das nämliche Entwicklungsstadium eine Karpellepidermis, dessen Elemente fast gleichförmig sind. Die Zellen erreichen rund $7\ \mu$ Breite und verraten am Grunde des Fruchtknotens keine besondere Entwicklung.

Bei *Ballota nigra* heben sich die 11 basalen Zellen deutlich von den übrigen Epikarpzellen ab. Die Zellen z_1 bis z_8 strecken sich gegenüber den anderen stärker längs und speichern schließlich auch Fett. Die Elemente z_9 bis z_{12} decken sich mit den übrigen des Epikarps hinsichtlich der

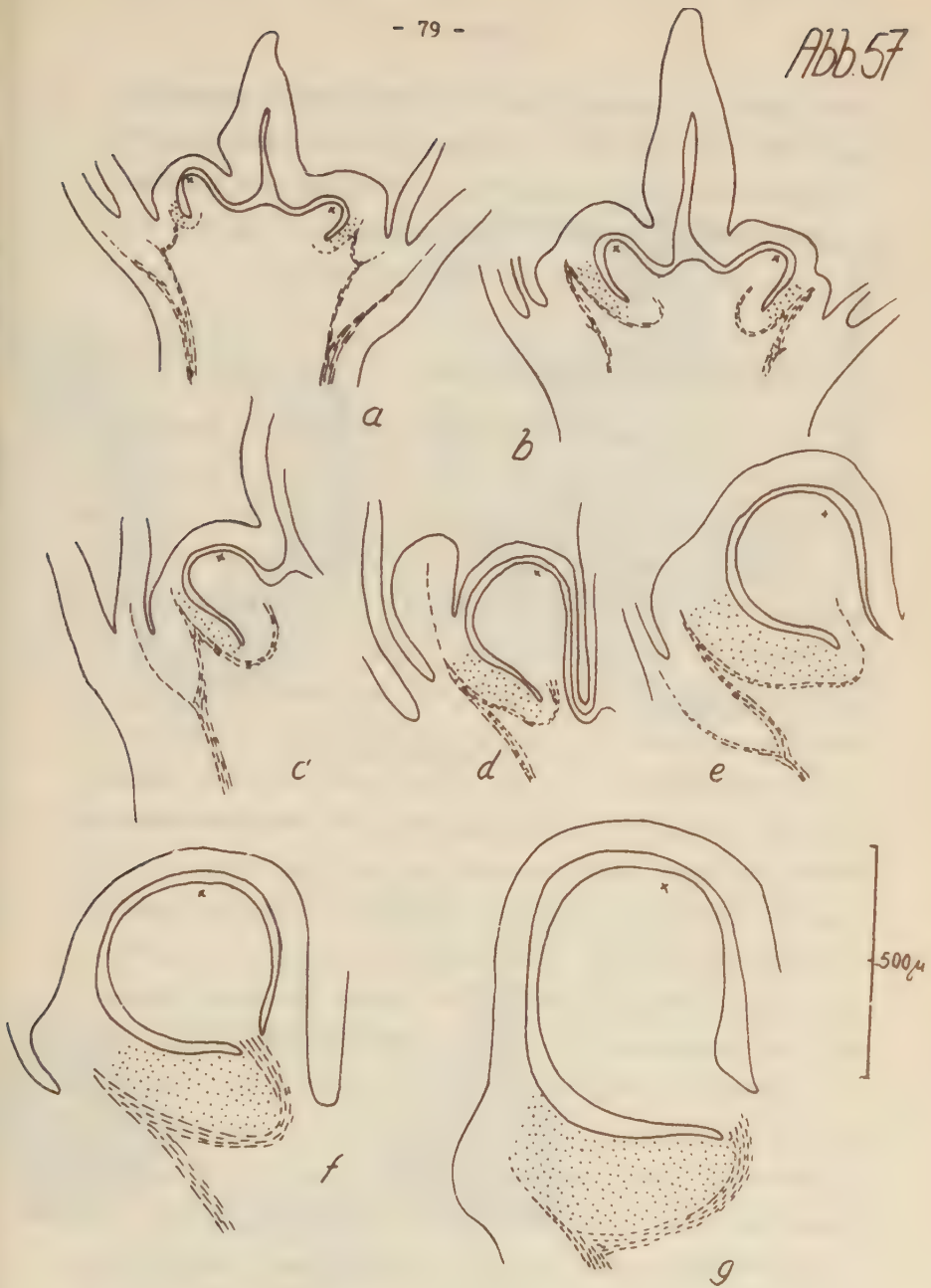


Abb. 57: Entwicklung des Elaiosomes von Symphytum, punktiert der Bereich des späteren Elaiosomes, Fig. d zeigt eine anormale Diskusbildung. Das Kreuz bezeichnet die Lage der Mikropyle.

Größe, aber es fehlen ihnen die netzartigen Versteifungen jener. Nur bei z_{11} und z_{12} fangen sie sich andeutungsweise an auszuprägen. Ballota weist im Endstadium der Fruchtentwicklung ein stark reduziertes Elaiosom auf, welches sich an Größe nicht mit dem von Lamium messen kann.

8.) Elaiosom aus dem Fruchtboden.

Schwieriger als bei den vorhin behandelten Lamiaceen ist die Entscheidung über die Herkunft des Elaiosomes bei den Boraginaceen zu treffen. Einerseits wird die Entstehung aus dem Blütenboden (ARESCHOUG 1881, SERNANDER 1906), andererseits aus dem Mesokarp (BACIU 1931 und 1935) angenommen. Wir haben die Frage noch einmal aufgegriffen in der Hoffnung, nähere Anhaltspunkte für die eine oder die andere Ansicht zu gewinnen. Die auf den ersten Anblick ähnlichen Elaiosomen-Bildungen der Ajugoideen erweisen sich einwandfrei als Teil des Fruchtbodens (vgl. Abb. 56). Doch kann ein Vergleich dieser verschiedenen Taxa nur dann etwas nützen, wenn ein gemeinsames Merkmal im Blütenbereich der genannten Verwandtschaftskreise eine absolute Bezugslinie schafft. Als ein solches Merkmal erschien der Diskus besonders geeignet. Bei den Boraginaceen stellt er eine scheinbare Verbreiterung der basalen Fruchtknotenwand dar, während er bei den Lamiaceen als vom Fruchtknoten getrenntes, lappenförmiges Gebilde entgegentritt. Beide Bildungen sind homolog; im Falle der Boraginaceen ist der Torus jedoch so stark gestaucht, daß es in der Regel nicht zur Entwicklung eines individualisierten Diskus kommt. Nur in seltenen, anormalen Fällen trennt er sich von der Fruchtknotenwand, wobei seine Tendenz zum

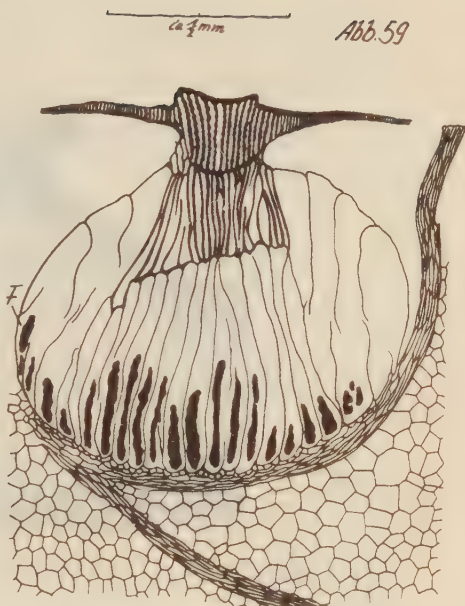
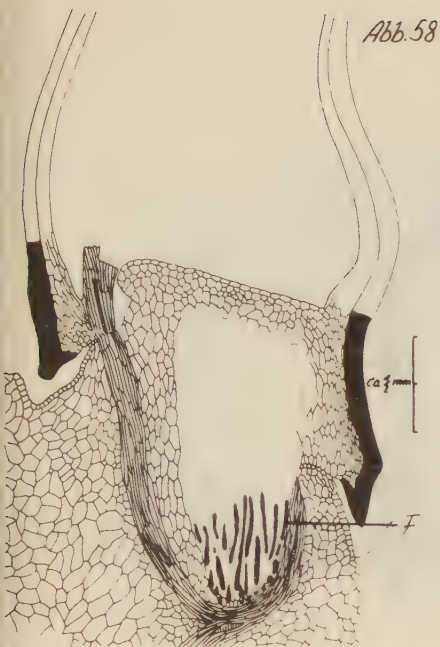
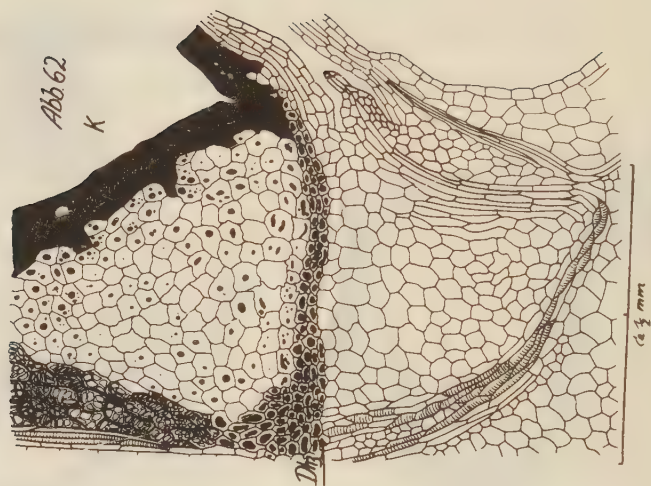
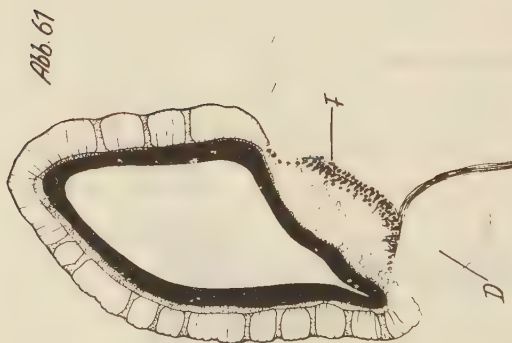


Abb. 58: Elaiosom der reifen Klause von Symphytum, F = Fett.

Abb. 59: Elaiosom der reifen Klause von Pulmonaria

Abb. 60: Elaiosom der reifen Klause von Anchusa





Lamiaceen-Diskus offenbar wird (Abb. 57d). Die Abb. 56 gibt die Ausdehnung des Torus bei einigen Lamiales einerseits, bei den Boraginaceen andererseits vergleichend wieder. Die einzelnen Phasen der Elaiosomenentwicklung sind bei letzteren besonders gut zu verfolgen, weil durch einen charakteristischen Leitbündelverlauf sich die Lageveränderungen der einzelnen Bezirke erkennen lassen. Es stößt nämlich ein Leitbündel von der Blütenachse kommend in den Diskus schräg hinein, knickt aber dort scharf um und zieht entgegengesetzt, schief nach unten, um nach einer neuerlichen Aufwärtswendung in die Samenanlage einzutreten. Der absteigende Teil dieses Leitstranges ist plattenförmig ausgeprägt. Der Bezirk zwischen diesem Leitbündelteil und der Innenepidermis der Fruchtknotenanlage ist es, der während der späteren Ontogenie zum Elaiosom hypertrophiert, während der Bereich gegen die Epidermis des Diskus das Nektarium der Blüte darstellt. Da nun das meristematische Gewebe, von dem aus das Elaiosom entsteht, ganz zu Anfang sich noch im Wandbereich der Fruchtknotenanlage zu befinden scheint, glaubte BACIU an die Mesokarp-Herkunft. In diesem jungen Stadium der Fruchtknotenanlage kann man jedoch noch von keinem Mesokarp sprechen. Im Verlaufe der weiteren Entwicklung zum funktionsfähigen Fruchtknoten, fällt die Elaiosomenanlage immer mehr aus dem scheinbaren Wandbereich, weil dem Torus eine axiale Förderung zu Teil wird (Abb. 57 und 58). Die Herkunft der Elaiosomen bei den Ajugoideen (*Rosmarinus* und *Ajuga*) geht aus Abb. 56 hervor.

Auch bei den Elaiosomen der Rosaceen handelt es sich um Achsenbildungen. Bei *Aremonia agrimonoides* wird ein Teil des unterständigen Fruchtknotens als walzenförmiges Elaiosom ab-

Abb. 65



ca $\frac{1}{2}$ mm

Abb. 64: Elaiosom von Potentilla alba längs.

Abb. 65: Elaiosom von Potentilla sterilis längs, P = Pett

Abb. 64



ca $\frac{1}{2}$ mm

gegliedert (SERNANDER 1906). Die Verhältnisse bei *Potentilla* Sect. *Fragariastrum*, von denen mehrere Vertreter Elaiosomen besitzen, werden durch den morphologischen Vergleich mit anderen Sektionen der Gattung, sowie mit anderen Vertretern der *Potentillinae* deutlich (vgl. Abb. 63). Die Elaiosomen-freien

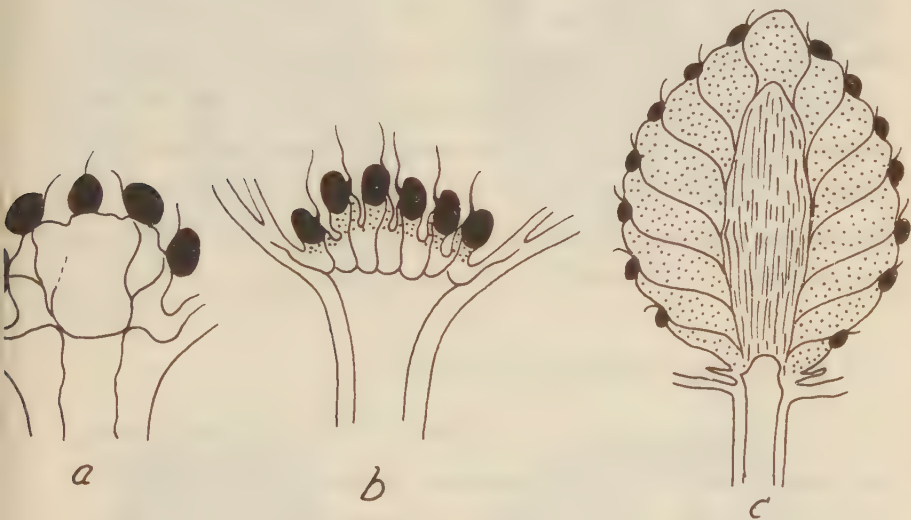


Abb. 63: Vergleichende Darstellung des Blütenbodens bei *Potentilla verna* (a), *Potentilla alba* (b), *Fragaria* (c). Punktiert derjenige Bereich der Achse, der fleischig wird. (c nach TROLL 1957 verändert)

Potentilla-Arten der Sektionen *Chrysanthea* und *Comarum* besitzen eine konische Achse, die auf seichten Auswölbungen die einzelnen Apokarpieen trägt (vgl. Abb. 63a). Im Gegensatz dazu ist der Blütenboden bei den Arten der Sektion *Fragariastrum* tellerförmig flach. Von ihm gehen zahlreiche Fortsätze aus, auf denen jeweils eine Balgfrucht sitzt. Die

Epidermen dieser Achsenteile differenzieren sich zu einer ölführenden Schicht; bei *Potentilla alba* erfahren sie sogar während der Ontogenie eine Streckung (Abb. 63, 64, 65). Bei *Fragaria* schließlich tritt uns ein keulenförmiger Blütenboden entgegen, auf dessen äußerem, saftig-fleischigem Bereich die Apokarpieen entspringen (Abb. 63c). Der Verwandtschaftskreis der *Potentillinae* läßt eine somit verschieden stark ausgeprägte Carnosität der Blütenachse erkennen. Bei *Thesium alpinum* wird ein Teil des unterständigen Fruchtknotens zum Elaiosom (SERNANDER 1906). Da für die Santalaceen die rezeptakuläre Entstehung der Hypogynie als gesichert gilt (SMITH and SMITH 1942), gehört das Elaiosom der Achse an.

9.) Sonstige Entstehungsmöglichkeiten.

Elaiosome als Teile der Blütenhülle wie bei *Parietaria*, *Polygonum capitatum* und *Sieglingia decumbens* hat SERNANDER erstmalig ontogenetisch richtig eingestuft. Auch die Elaiosomen der *Knautia*- und *Centaurea*-Arten entstehen aus der Blütenhülle, da der unterständige Fruchtknoten dieser Gattungen vermutlich appendikularer Herkunft ist (vgl. TAKHTAJAN 1959).

Bei den *Carex*-Arten (*C. montana*, *C. humilis*, *C. ornithopoda* etc.) wird der basale Teil des Utrikulus, bei den *Melica*-Arten der sterile Ährchenteil zum Elaiosom. Bei *Fedia* entsteht es zwischen den beiden sterilen Fächern des dreiteiligen Fruchtknotens (SERNANDER 1906). Bei *Carduus nutans* handelt es sich um die persistierende Griffelbasis (SERNANDER 1906).

Abb. 66



Abb. 67



Abb. 69



Abb. 68

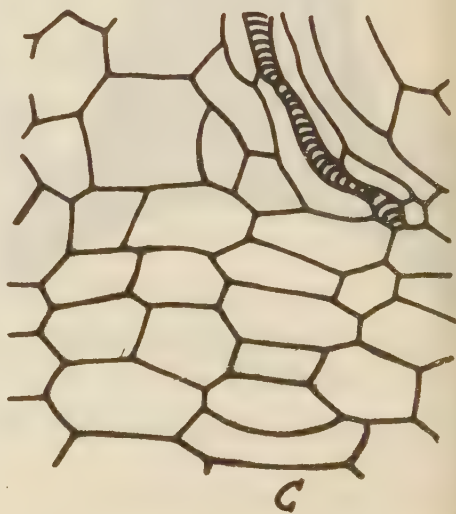
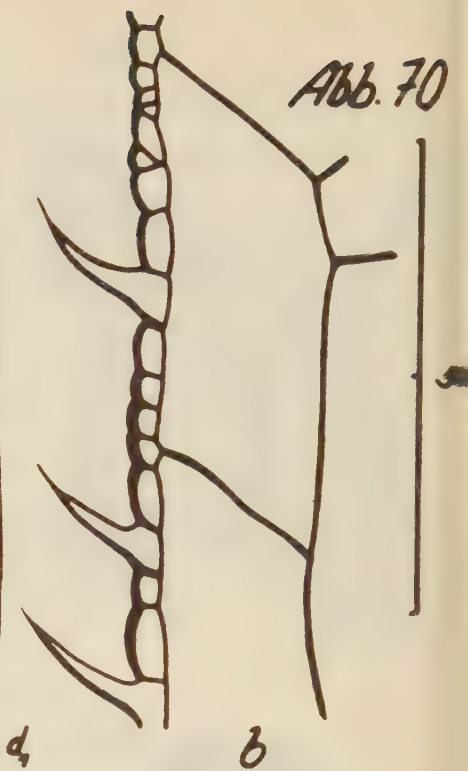


o. 66: Elaïosom von Knautia silvatica längs, F = Fett,
O = Oxalatdrusen.

o. 67: Elaïosom von Centaurea cyanus längs

o. 68: Elaïosom von Centaurea cyanus quer

o. 69: Elaïosom von Carduus nutans längs



10.) Auswertung der Ergebnisse.

Den ökologischen Systemen der Früchte und Samen (z.B. ULBRICH 1919) liegt eine typologische Betrachtungsweise zugrunde, die keine Übereinstimmung mit der systematischen Einteilung der Gewächse erwarten läßt. Nur die morphologisch primären Merkmale, z.B. der Früchte (WINKLER 1939) eignen sich für ein genetisches System, welches die Sippenphylogenie widerspiegeln sollte. Die sekundären Veränderungen sind dagegen Ausdruck der wechselnden äußeren Lebensbedingungen. Die Wege, die zu identischen Verbreitungsökologismen an verschiedenen Stellen des Systemes führen, können sehr ungleichartig sein. Umgekehrt liegen sehr oft den unterschiedlichsten Verbreitungsanpassungen innerhalb kleinerer taxonomischer Einheiten durchaus entsprechende Entwicklungstendenzen zugrunde. Somit charakterisiert eine weitfassende Typenabstraktion zwar die Summe der möglichen Wege, die zur Anpassung an einen ökologischen Faktor führen, sie kann aber nicht als Ausgangsbasis für phylogenetische Betrachtungen dienen. Eine wohl sicherere Grundlage für die Klärung der Merkmalsphylogenie liefert der morphologische Vergleich innerhalb kleinerer taxonomischer Einheiten; die morphologischen Beziehungen zu anderen Ökologismen entsprechen so eher natürlichen Zusammenhängen. Am Beispiel einiger Verwandtschaftskreise sollen die Beziehungen der Myrmekochorie zu anderen Verbreitungsweisen untersucht werden. Die im vorigen Abschnitt dargelegten ontogenetischen Verhältnisse werden dabei die Grundlage für die Auswertung bilden.

a) Juncaceae :

Die Gattung *Juncus* entwickelt feilspanförmige Samen sowie Verbreitungseinheiten mit nur unauffälligen Anhängen. Die Samenanhänge bei *Luzula* sind mächtiger; sie entsprechen jedoch den Feilspannsamen bei *Juncus* (vgl. S. 45). Die Feilspanbildungen besitzen nach ZIEGENSPECK (1957) genau ebenso wie die Elaiosomen eine lipide Oberfläche. Die Testa umgibt aber im Gegensatz zu letzteren die Samen als mehr oder weniger trockene Haut, die nur bei einigen Arten (z.B. bei *Juncus tenuis*, *J. bufonius* etc.) verschleimen kann, während aus der Testa vieler *Luzula*-Arten (Sect. *Pterodes*) durch Speicherung mehrerer Inhaltsstoffe ein saftiges, recht schweres Elaiosom entsteht. Die Mikropylarwucherung bei der Sektion *Gymnodes* (z.B. *Luzula campestris*) führt nur Zucker, jedoch kein Fett, keine freien Fettsäuren und keine Eiweißstoffe; doch fällt sie durch die Fähigkeit zu verschleimen auf. Durch diese Erscheinung kommt dieser Same einigen schon genannten *Juncus*-Samen mit verschleimender Testa recht nahe. Die bezeichneten Eigenschaften der Feilspannsamen gestatten Anemochorie, Hydrochorie, sowie Epizoochorie (Wasservogel nach ZIEGENSPECK 1957; Mensch etc.). Die Samen von *Luzula* Sect. *Pterodes* ermöglichen aufgrund ihrer Inhaltsstoffe die Myrmekochorie; die für *Juncus* aufgeführten Verbreitungsweisen kommen wegen der fortgeschrittenen Spezialisierung nicht mehr in Frage. Der verschleimende Samenanhang bei der Sektion *Pterodes* fördert die epizoochore Verbreitungsart. Schließlich weisen die Juncaceen auch Vertreter auf, deren Samen keinerlei Verbreitungseinrichtung erkennen lassen, die sich also autochor verbreiten. Man kann aus diesen Tendenzen schließen, daß

sich von einer plastischen, wenig differenzierten Testa (Autochorie) ausgehend, speziellere Verbreitungseinrichtungen durch Umbildungen an der Chalaza- und Mikropylarregion entwickeln konnten. Die Abb. 71 zeigt den vermutlichen Zusammenhang der Verbreitungsarten. Die schräge Linie gibt dabei das nicht so spezialisierte, plastische Ausgangsniveau der Entwicklungen an, von dem aus durch morphologische und chemische Differenzierungen, höher spezialisierte, dafür auch starrere Anpassungszustände erreicht werden.

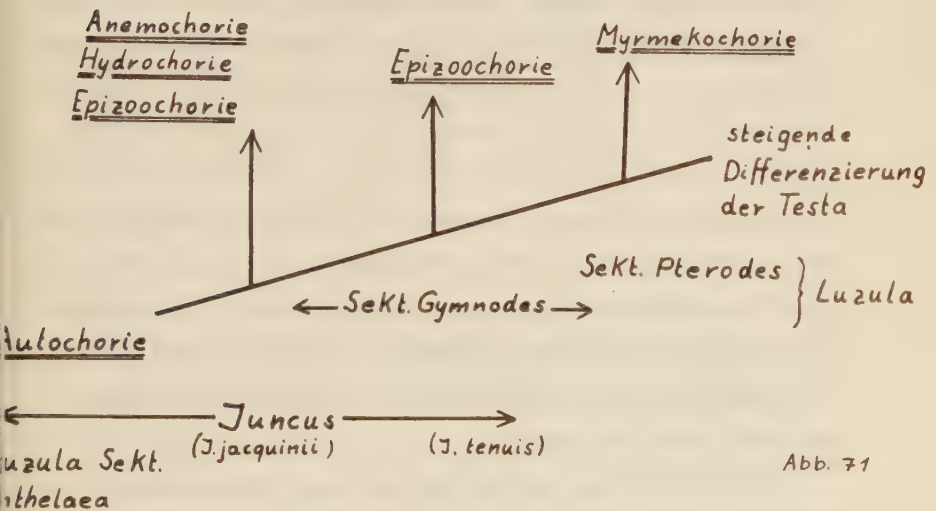


Abb. 71

b) Liliales :

Einige Arten besitzen eine Sarkotesta, andere an unterschiedlichen Stellen des Samens lokalisierte Anhänge. Die nämliche Erscheinung bei den Sapindaceen haben v.d. PIJL (1955) zur An-

nahme veranlaßt, die verschiedenen Samenanhänge, auf eine ursprünglich zusammenhängende Sarkotesta zurückzuführen. Bei der Untersuchung der Ontogenie der Elaiosomen haben wir zeigen können, daß die Hypertrophie, bzw. die Speicherung von Inhaltsstoffen entweder in epidermalen oder subepidermalen Schichten erfolgt. Die Liliaceen Gattung *Puschkinia* verwirklicht die erste Möglichkeit; die uhrglasförmigen Sarkotestazellen sind epidermaler Herkunft. Die große Exostomwucherung der nächst verwandten Gattung *Scilla* (und *Chionodoxa*) speichert ebenfalls vornehmlich in den hypertrophierten Epidermiszellen die Inhaltsstoffe. Dagegen sind die Elaiosomen der Liliaceengattung *Gagea*, der Amaryllidacee *Galanthus* und der Iridacee *Iris* pr.p. Bildungen subepidermaler Schichten der Samenanlage. Die morphologische Gleichstellung der Arillen im weiten Sinne mit der Sarkotesta scheint somit durchaus nicht immer möglich zu sein; es bedarf ontogenetischer Untersuchungen, um die Frage von Fall zu Fall entscheiden zu können. V.d.PIJL hat zwar eine Entstehung des Arillus "de novo" nicht grundsätzlich abgelehnt, aber doch wesentlich eingeschränkt. So muß man wie TAKHTAJAN (1959) feststellen, daß seine evolutionären Beziehungen zur Sarkotesta in vielen Fällen noch unklar sind.

Bei den Liliales ist der Exostomrand, die Chalaza, sowie die Raphe zur Arillusbildung befähigt. Sind sie zucker- und fetthaltig, so vermitteln sie eine myrmekochore Verbreitungsweise. Der Same von *Colchicum* besitzt einen Anhang, der recht stark verschleimen kann und dadurch epizoochor, etwa an den Hufen der Weidetiere, verbreitet wird (SCHOENICHEN 1923). Den Elaiosomen gleicht er nicht nur durch seine Morphologie,

sondern auch durch die Inhaltsstoffe Stärke und Zucker. Doch fehlen Fett und freie Fettsäuren, weshalb eine Verschleppung durch Ameisen nicht erfolgt. Der verklebende Stoff der Colchicum-Samenanhänge ist nicht bekannt. Es handelt sich jedoch nicht um Pektin, da nach Salzsäurehydrolyse keine Galakturonsäure nachgewiesen werden konnte; vermutlich spielen aber irgendwelche Kohlehydrate hierbei eine wichtige Rolle. Wie bei den Juncaceen kommen auch bei den Liliales Feilspansamen mit der nämlichen Entstehungsweise und Verbreitungsökologie vor (z.B. Tofieldia). Die Myrmekochorie bei den Liliales hängt somit, ebenso wie bei den Juncaceen (die nach ENGLER von den Liliales nicht abgetrennt werden) mit der Kombination von Anemochorie, Hydrochorie und Epizoochorie andererseits zusammen.

c) Euphorbiaceae :

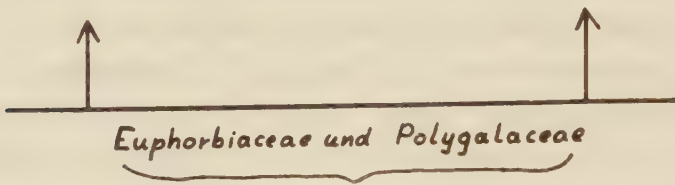
In der gemäßigten Zone kommen nur krautige Vertreter der Familie vor, die an ihren Samen eine verhältnismäßig kleine Caruncula bilden; sie werden meist durch Ameisen verbreitet. In den Tropen überwiegen dagegen Sträucher und Bäume, mit oft recht großen Samen. Diese besitzen Carunculae, die im Unterschied zu den Bildungen der gemäßigten Zone größer und oft lebhaft gefärbt sind; wegen dieser auffälligen Tracht kommt die Verbreitung durch Vögel in Betracht (RIDLEY für *Baccaurea*). Andere Arten sind durch eine saftig-süße Sarkotesta ausgezeichnet, um deretwillen die Samen nach RIDLEY von Sciuriden und Chiropteren verbreitet werden. Einen Übergangsfall zur Sarkotesta läßt das heimische Bingelkraut erkennen (vgl. S.65); seine Samen werden durch Ameisen ver-

schleppt. Da anzunehmen ist, daß die krautigen Vertreter der kalten und gemäßigten Zonen aus holzigen der tropischen Gebiete entstanden sind, können diese genannten Formen der Zoochorie in einen phyletischen Zusammenhang gebracht werden, etwa wie Abb. 72 es zeigt.

Ornithochorie

Myrmekochorie

u. and. Formen d. Zoochorie



Der Tropen,
Bäume oder Sträucher,
Caruncula mit ornithophilen
Farben.

der gemässigten Zone,
meist Kräuter,
Caruncula ohne auffällige
Farben.

Abb. 72

d) Polygalaceae :

RIDLEY nennt für die großen mit scharlachroter Caruncula versehenen Samen der tropischen Arten *Polygala venenosa*, *P. arillata* und *pulchra* Verbreitung durch Vögel. Es ergeben sich daraus Beziehungen zwischen Ornithochorie und Myrmekochorie, wie sie für die Euphorbiaceen dargestellt wurden.

e) Leguminosae :

Mehrere tropische Vertreter besitzen große, oft wachsartige Funikulusauswüchse, die nach RIDLEY von Mäusen und anderen Nagetieren begehrt werden. Die Samenverbreitung des europäischen *Sarothamnus* erfolgt teilweise durch Ameisen (WEISS 1909), teilweise aber auch autochor (ROTHMALER 1958).

f) Rosaceae :

Es hat sich ergeben (S.85), daß die Elaiosomen von *Potentilla* Sect. *Fragariastrum* dem Blütenboden angehören und mit dem fleischigen Achsengebilde der Erdbeere vergleichbar sind (Abb. 63). In beiden Fällen wird Zucker gespeichert. Bei *Potentilla* kommen als weiteres Anlockungsmittel Lipide hinzu, wodurch die Myrmekochorie der Apokarpieen ermöglicht wird. Dafür garantiert die ornithophile, leuchtend rote Farbe der Verbreitungseinheit von *Fragaria* eine effektvolle Dissemination durch Vögel wie RIDLEY an vielen Einzelbeispielen darlegt. Der fleischige Achsenteil der zu den Rosoideae gehörenden *Aremonia* erinnert an entsprechende, allerdings weit aus stärker ausgeprägte Bildungen bei den Pomoideae. Die aus diesen Beobachtungen gefolgerten phyletischen Beziehungen sind in Abb. 73 dargestellt.

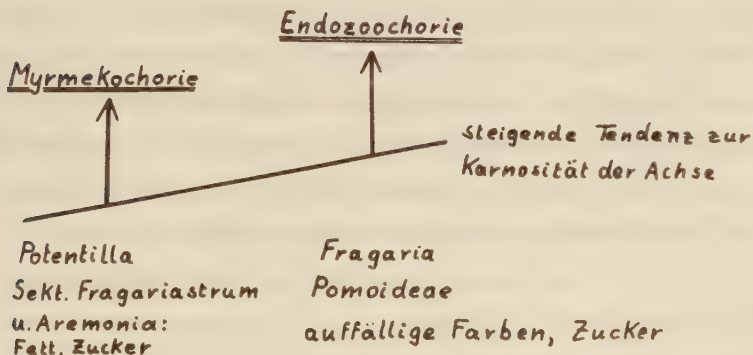


Abb. 73

g) Boraginaceae und Ajugoideae :

In diesem Verwandtschaftsbereich können die Elaiosomen als

umgewandelte Trennungsgewebe gedeutet werden. SERNANDER vertrat die Anschauung, daß die Elaiosomen in mehreren Fällen solche modifizierte Trennungsgewebe darstellen. Dies kann jedoch nur in solchen Fällen gültig sein, wo sich das Elaiosomengewebe direkt über der Dehiscenzstelle der Verbreitungseinheiten entwickelt. Manchmal, so bei den ballistischen *Viola*-Arten, bewirkt das Elaiosom genau das Gegenteil, nämlich eine Verzögerung der Dehiscenz. Aber auch diese erscheint ökologisch sinnvoll, da die Kraft, mit der die Samen aus der Kapsel hinausgedrückt werden, eines Widerlagers bedarf, um möglichst weit hinausgeschleudert zu werden. Bei den *Boraginaceen* und den *Ajugoideen* vermittelt jedoch das Elaiosom die Abtrennung der Klausen von der mehr oder weniger verlängerten Blütenachse.

Die Kleingliederung der *Boraginaceen* gründet sich hauptsächlich auf die Insertionsart der Klausen (ARESCHOUG 1881, GÜRKE 1897), wodurch auch ein ökologisches Moment nebenbei Berücksichtigung findet. Für die Verbreitungsökologie sind vor allen Dingen zwei Entwicklungsrichtungen bedeutsam. In einem Falle schiebt sich zwischen die Klausen und die Dehiscenzstelle ein mehrschichtiges Gewebe, welches nach der Loslösung der Teilfrüchte an diesen in Form eines kleinen "Fußes" sitzen bleibt; es handelt sich um ein hoch organisiertes Trennungsgewebe. Bei *Myosotis* (*Lithospermeae*) wird es in der Regel von kleinlumigen Zellen gebildet, die mit Ausnahme von *Myosotis sparsiflora* keine besonderen Stoffe beinhalten. *Omphalodes* (*Cynoglosseae*) weist die nämliche, noch wenig differenzierte Fußbildung auf wie die meisten *Myosotis*-Arten.

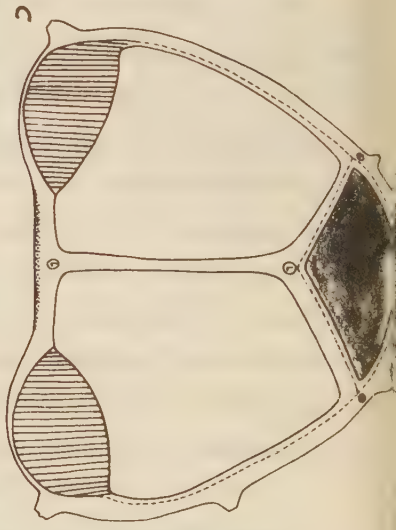
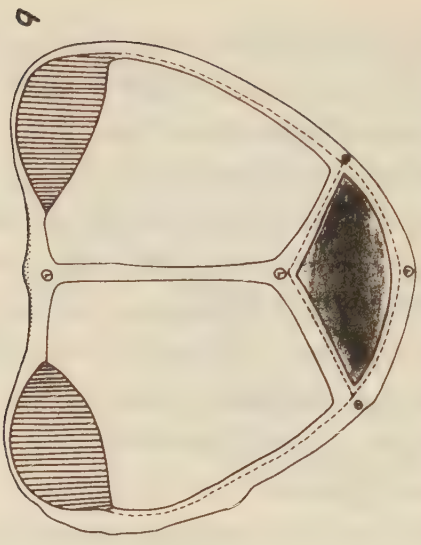
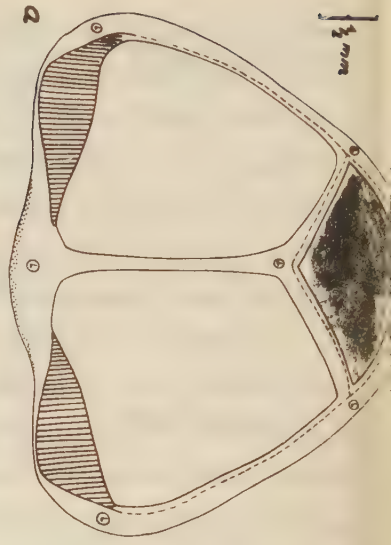
Durch Speicherung von Stoffen und $\pm$ stark ausgeprägte Hypertrophie des Trennungsgewebes zeichnen sich die Anchuseae aus. Bei ihnen erreicht die Fußbildung ihr höchstes Organisationsniveau. Gleichzeitig damit geht eine erhöhte Spezialisierung der Verbreitungsmittel: die Auto- und Anemochorie erfordert keine besonderen Mittel; bei manchen *Myosotis*-Arten sind die Klausen schwach bewehrt, was gelegentlich zu einer Klettverbreitung führt; die hypertrophen Trennungsgewebe der Anchuseae bedingen den spezialisierten Modus der Ameisenverbreitung. Bei der zweiten Richtung unterbleibt die Ausbildung eines größeren Trennungsgewebes; die Dehiscenz erfolgt an einer mehr oder minder stark ausgeprägten wenigsschichtigen Lage. Bei den Vertretern, deren Klausen unbewehrt sind, verzögert sich die Ablösung der Teilarüchte oft merklich, so z.B. bei *Lithospermum*, eine Art die nicht selten als Wintersteher angetroffen wird. Die fehlenden Verbreitungsmittel ermöglichen nur Autochorie, Anemochorie und Hydrochorie. Viele Arten besitzen aber kräftig bewehrte Klausen, deren Dehiscenz vorbeistreifende Tiere besorgen. (*Cynoglosseae*: *Cynoglossum*. *Echieae*: *Echium* pr.p., *Eritricheae*: *Eritrichum*, *Lappula*, *Asperugo*.) Die Abb. 74 soll unsere Vorstellung veranschaulichen, wie sich von einem plastischen, wenig differenzierten Ausgangsniveau speziellere Ökologismen entwickelt haben.

wenn man seine Ansatzstelle an der harten Verbreitungseinheit in die Schnittführung mit einbeziehen möchte - bildet SERNANDER verhältnismäßig wenige Medianschnitte ab. Elaiosomen mit entweder derbwandigen oder kleinklumigen Zellen, nämlich die von *Sieglingia decumbens*, *Galactites tomentosa*, *Cirsium*, *Carex*, *Aremonia agremonoides*, *Rosmarinus officinalis*, *Polygonum capitatum*, *Fumaria* und *Melampyrum*, sind daher vornehmlich dargestellt. Dagegen vermitteln die wenigen vorliegenden, oft nach Quetschpräparaten gefertigten, Wiedergaben der weitaus häufigeren großzelligen Elaiosomen keinen rechten Eindruck von ihrem Bau. Es erschien daher gerechtfertigt, die Kenntnis des Baues verschiedener Elaiosomentypen durch zeichnerische Darstellungen zu erweitern; sie sind größtenteils bei den einzelnen Gruppen des vorigen Abschnittes eingeordnet. Es sollen weiterhin aus den zahlreichen teils bisher unbekannten, teils bekannten anatomischen Einzelheiten allgemeine Züge ihrer Organographie herausgefunden werden. Schließlich wird die ökologische Bedeutung gewisser zu erwartender Übereinstimmungen zu diskutieren sein. Um ein "Gefühl" für die ökologisch bedeutsamen Merkmale zu erhalten, soll jedoch vorher die Abwandlungsfähigkeit des Bauplanes innerhalb des systematischen Ranges einer Art und einer Gattung im Vergleich zur Verbreitungseffektivität untersucht werden.

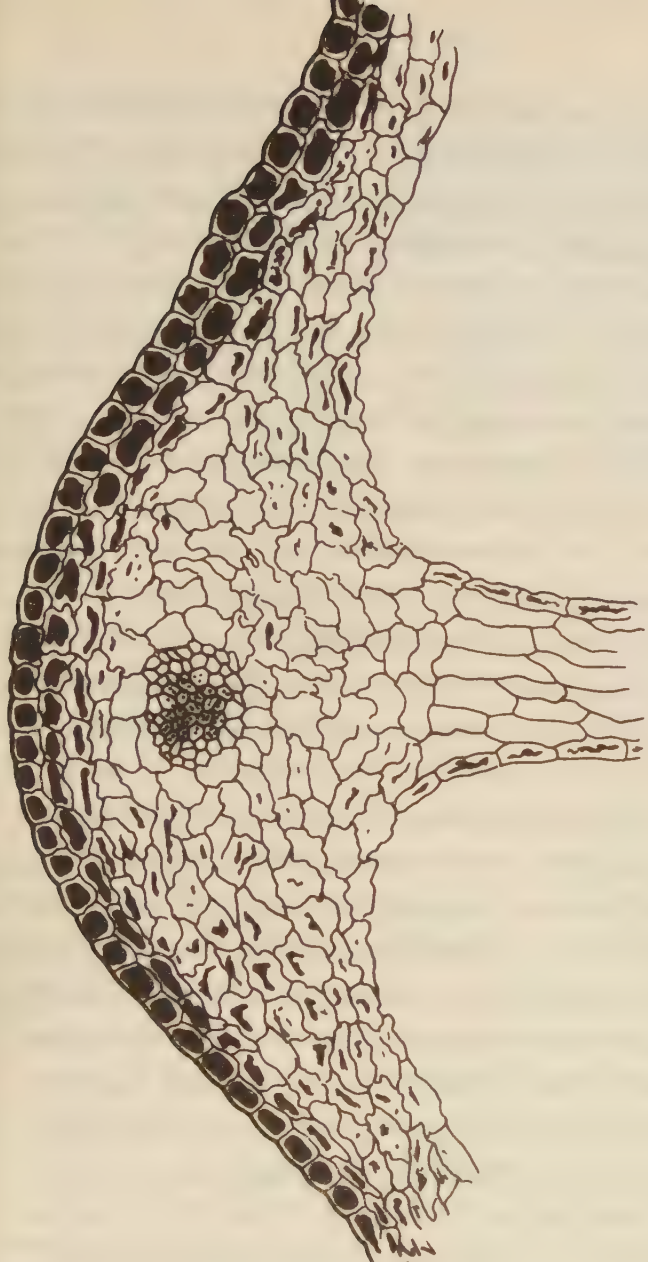
1.) Abwandelbarkeit der Größe und des Baues innerhalb kleinerer systematischer Einheiten.

a) Innerhalb der gleichen Art :

1/2 mm



Vergleich von Ektosomen- (a), Schalen- (b) Flügel- (c) und eingefassten Früchten (d) bei Pedia cornucopiae; punktiert der fetthaltige Teil des Perikarpes, schraffiert Luftgewebe, Grau zeigt das fertile Fruchtfach.



1 mm

Abb. 76

HÖCK hat auf die merkwürdige Heterokarpie der mediterranen *Fedia cornucopiae* hingewiesen, und SERNANDER hat ihre einzelnen Fruchttypen nach der äußeren Morphologie gegliedert. Aus einem dreiteiligen Fruchtknoten hervorgehend, entwickeln sich an verschiedenen Stellen des Blütenstandes jeweils besonders gestaltete Früchte; die Abb. 75 ermöglicht einen Vergleich an Hand von Querschnitten. Die Modifikationen beruhen auf verschiedener Ausbildung der beiden sterilen Fächer - von den drei angelegten Samenknospen verkümmern zwei bald - und auf unterschiedliche Gestaltung des Perikarpes. Das ventrale Perikarp in Höhe der Scheidewand bildet bei den sog. Elaiosomenfrüchten das Elaiosom. Die anatomischen Abwandlungen dieses Bereiches sollen über die SERNANDER'schen Beobachtungen hinaus hier näher charakterisiert werden. Bei den Elaiosomenfrüchten (Abb. 76) ist dieser Teil gegenüber den Kantenflächen der sterilen Luftkammern deutlich hervorgewölbt, so daß er schon makroskopisch als weißer Wulst sichtbar ist (SERNANDER). Sein parenchymatisches Gewebe enthält in den äußeren beiden Schichten reichlich, in den darauffolgenden immer spärlicher Fett. Die Versuche von SERNANDER ergaben für diesen Typ einen hohen Grad von Myrmekochorie. Die Perikarpvorwölbung bei den Schalenfrüchten ist nur als kleine seichte Erhebung in Höhe des ventralen Leitbündels bemerkbar; sie überragt im Gegensatz zum vorigen Typ die ventralen Kanten der Frucht nicht mehr. Maßen die Epidermiselemente im vorigen Fall rund $32 \times 25 \mu$, so erreichen sie hier durchschnittlich $42 \times 25 \mu$. Die Epidermis speichert in diesen länglichen Zellen reichlich Fett; in den darunter liegenden ist es nur spärlich vorhanden. Insgesamt erreicht somit die Fettspeicherung nicht den hohen

grad des vorigen Typs. Leider sind die Schalenfrüchte noch nicht auf ihre Myrmekochorie hin untersucht worden. Die Flügel Früchte lassen keinerlei Ausbauchung des Perikarpes an der Ventralseite erkennen. Dadurch entsteht zwischen den ventralen Kanten eine flache Vertiefung. Die Epidermiszellen haben eine noch stärkere Längsstreckung als bei den beiden vorigen Typen erfahren; sie messen durchschnittlich $63 \times 4 \mu$. Die Fettspeicherung beschränkt sich fast völlig auf diese Schicht. Die Myrmekochorie ist trotz des - wenn auch geringen - Fettgehaltes kaum zu beobachten (Versuch bei SERNANDER).

Die drei bisher besprochenen Fruchttypen bilden demnach eine Reihe, in der die Ausbauchung der ventralen Perikarpwandung immer geringfügiger wird, wobei die hauptsächlich zelluloseeinlagernden Epidermiszellen an Länge zu, an Höhe jedoch abnehmen.

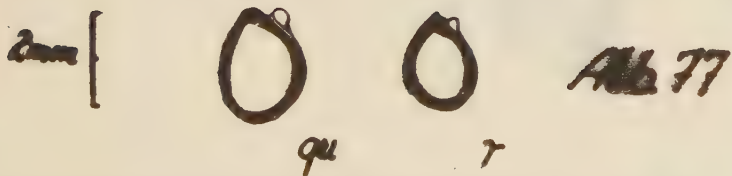
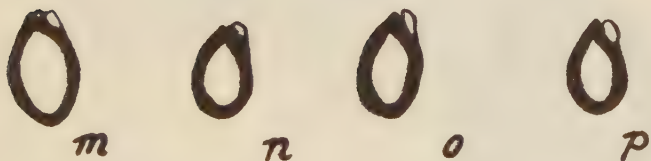
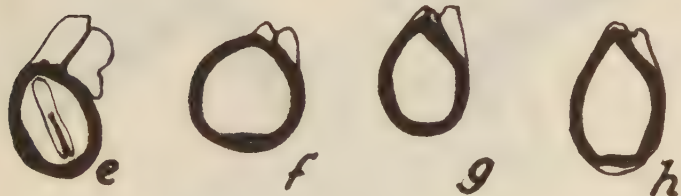
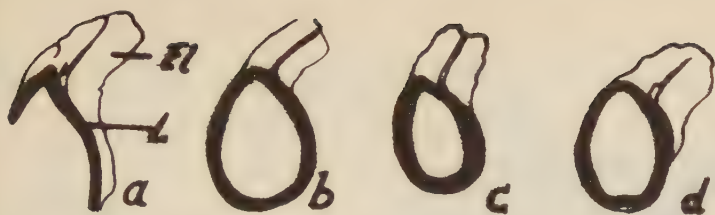
Völlig abweichend von dem bisher Besprochenen sind die eingefaßten Früchte gestaltet. Die beiden sterilen Fruchtknotenfächer bilden nur kleine Luftkammern. Die Perikarpwandung zwischen diesen ist zwar etwas vorgewölbt, aber es ist nicht das geringste Zeichen einer Fettspeicherung wahrzunehmen. Die Epidermiszellen erreichen eine durchschnittliche Größe von $39 \times 39 \mu$. Der Myrmekochoriegrad scheint, soweit sich dies nach den Experimenten SERNANDER's beurteilen läßt, höher zu sein als bei den Flügel Früchten, obwohl Fett fehlt.

b) Innerhalb einer Gattung :

Die Gattung *Viola* zeichnet sich durch eine sehr veränderliche Morphologie der Elaiosomen aus. Die unterschiedliche Gestaltung des Samenanhangs wurde an 25, größtenteils mitteleuropäischen

Abb. 77: Größenvergleich der Elaiosomen verschiedener Arten der nämlichen Gattung (Viola) El = Elaiosom; L = Rapheleitbündel; bei e) = Viola hirta ist die Lage des Keimlings eingezeichnet.

a) *V.odorata* b) *V.alba* c) *V.pyrenaica* d) *N.ambigua*
e) *V.hirta* f) *V.jordani* g) *V.mirabilis* h) *V.*
reichenbachiana i) *V.elatior* j) *V.riviniiana*
k) *V.canina* l) *V.rupestris* m) *V.pumila* n) *V.*
stagnina o) *V.lutea* p) *V.arvensis* qu) *V.biflora*
r) *V.palustris*



Größenvergleich der Elaiosomen verschiedener Arten der nämlichen Gattung (*Viola*), El=Elaiosom; L=Rapheleleibündel.

a) *V. odorata* b) *V. alba* c) *V. pyrenaica* d) *V. ambigua* e) *V. hirta*
 f) *V. jordanii* g) *V. mirabilis* h) *V. reichenbachiana* i) *V. elatior*
 j) *V. riviniana* k) *V. canina* l) *V. rupestris* m) *V. pumila* n) *V. stagnina* o) *V. lutea* p) *V. arvensis* qu) *V. biflora* r) *V. palustris*

Abb. 78

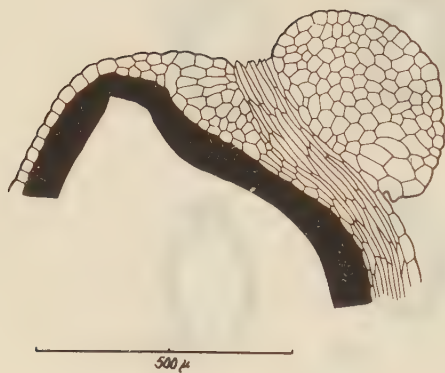


Abb. 79

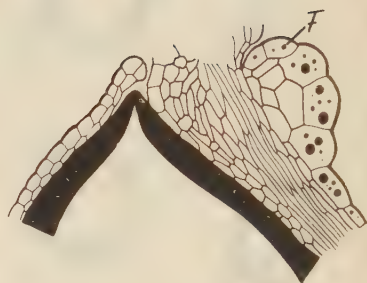


Abb. 80



Abb. 81

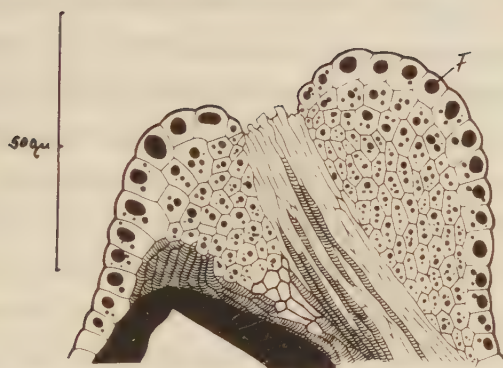
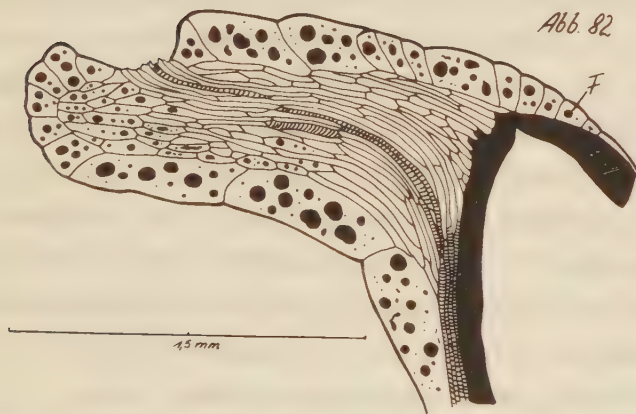


Abb. 82



Arten untersucht. Die Abb. 77 vermittelt einen Eindruck von den wechselnden Größenverhältnissen bei verschiedenen Arten. Alle Anhänge entstehen durch Veränderungen des proximalen Teiles der Raphe - teilweise wird der Funikulus auch einbezogen - und des Außenintegumentes an der Mikropyle (GOEBEL 1882). Der unterschiedliche Grad von Zellteilungen, Hypertrophie und Stoffspeicherung in diesen Bezirken der Samenanlage führt zu verschiedenen Ausprägungen des Anhanges.

Bei der zur Sektion *Dischidium* gehörenden *Viola biflora* hat die Raphe (besonders die Außenschichten) durch Zellteilungen zwar eine Anschwellung gebildet, aber es ist eine Streckung der einzelnen Elemente größtenteils unterblieben (Abb. 78). Am Samen-abwendigen Teil der Raphe sind die dünnwandigen Zellen im Mittel 30 μ groß. Gegen den distalen Bereich zu sind einige Elemente leicht gestreckt und erreichen eine Länge bis zu 60 μ bei einer Breite von 10 μ . Am Samen-zugewandten Teil, wo nicht in dem Maße Zellvermehrung stattgefunden hat, besitzen die Zellen meist die längliche Form des Rapheleitbündels. Der Integumentanteil ist kaum angeschwollen. Die Fettspeicherung beschränkt sich allein auf die peripheren Zellwände der kleinen, ca. 24 $\times$ 21 μ messenden, Epidermiszellen. Diese Einlagerung geht nicht über den Bereich der Raphe- und Integumentanschwellung hinaus.

Viola palustris (Sektion *Nominium*) (Abb. 79) besitzt einen kleineren Samenanhang als die vorgenannte *V. biflora*, aber er ist deutlich differenziert. Der Samen-abwendige Teil der Rapheanschwellung besteht aus wenigen, dickwandigen Grundzellen (52 $\times$ 24 μ , 52 $\times$ 13 μ , 35 $\times$ 24 μ), die von einer großlumigen fettspeichernden Epidermis (bis 63 $\times$ 52 μ) überdeckt

werden; ihre Elemente nehmen proximal stetig an Größe ab. Fett wird nicht nur in den verdickten äußeren Zellwänden, sondern auch in den Lumina abgelagert. Der adseminale Teil der Raphe ist in seiner Größenentfaltung deutlich zurückgeblieben; die einzelnen Grundzellen können $52 \times 10 \mu$, aber auch $28 \times 16 \mu$ messen. Die proximal größer werdenden Außenzellen (von $28 \times 18 \mu$ bis $18 \times 15 \mu$ und kleiner) speichern kein Fett, nicht einmal in den Zellwänden. Das Nämliche gilt für das proximal mächtigere Außenintegument (die größten Zellen $21 \times 35 \mu$). Die der *V. palustris* nahestehende *V. iovii* zeigt ein im Grunde ähnlich aufgegliedertes etwas zellreicheres Elaiosom, welches jedoch in allen Außenzellen und selbst in einigen Grundzellen Öltröpfchen enthält. Damit ist die Organisationsstufe der folgenden Arten erreicht: *V. elatior* (Abb. 81), *V. pumila*, *V. reichenbachiana*, *V. stagnina*, *V. bavarica*, *V. riviniana*, *mirabilis*, *V. canina*, *V. montana*, *V. rupestris*. Diese Schar von Veilchen besitzt Elaiosomen, die meist nicht mehr als $1/3$ des Samens ausmachen. Die Außenzellen des Elaiosomes sind seltener kaum (*V. stagnina*), meist jedoch deutlich von den isodiametrischen, rautenförmigen (nicht langgestreckt wie bei den vorigen) Grundzellen abgehoben. Ihre Größe schwankt von $35 \times 49 \mu$ bei *V. stagnina* bis $77 \times 95 \mu$ bei *Viola mirabilis*. Auch die untersuchten Elaiosomen von Arten der Sektion *Melanium* (*V. lutea* und *V. arvensis* ss.l.) fügen sich dieser Gruppe aufgrund des anatomischen Baues ein. Allerdings sind die Außenzellen ($35-(70) \times 35 \mu$) kleiner als die isodiametrischen, gegen die Peripherie sich verlängernden, Zellen ($100 \times 35 \mu$) des Grundkörpers. Mit Ausnahme

des Leitgewebes, sind alle Elemente des Samenanhangs mit Lipoidtröpfchen angefüllt.

Mehrere Vertreter der Sektion Nominium besitzen Samenanhänge von beträchtlichen Ausmaßen ($\frac{2}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ des Samens). Hier ist die Differenzierung in einzelne Gewebeteile fortgeschritten; besonders die Außenzellen erreichen den höchsten Grad von Hypertrophie innerhalb der Gattung. Auch der Funikulus beteiligt sich am Aufbau des Elaiosomes. Hierher gehören *Viola thomasiana*, *V. pyrenaica*, *V. ambigua*, *V. hirta*, *V. odorata*, *V. austriaca*, *V. alba*, *V. denhartii* und *V. scotophila*. Bei *V. hirta* sind die Außenzellen noch verhältnismäßig klein ($90 \times 55 \mu$). Die Lipoidtröpfchen finden sich auch in darunterliegenden Schichten mit Ausnahme des Leitgewebes. Bei *Viola pyrenaica* sind die Außenzellen bereits beträchtlich größer. Im Bereich des Außenintegumentes messen sie $240 \times 250 \mu$. Das Außenintegument ragt weit über den ehemaligen Mikropylarbereich heraus und ist mit dem Raphe- bzw. dem Funikulusteil des Anhangs verbunden. Hier erreichen die Außenzellen sogar Größen bis $450 \times 210 \mu$. Die Zellen des Grundkörpers, auf denen sie ruhen, sind langgestreckt, 700μ lang und 40μ breit. *Viola odorata* besitzt das längste Elaiosom. Es erreicht $\frac{2}{3}$ der Samenlänge und zieht im Raphegebiet fast bis zur Chalaza. Bei dieser Art wächst die abseminale Seite des Elaiosomes besonders stark gegenüber der adseminalen. Auf diese Art wird der Eintrittsort des Leitbündels seitlich verschoben (Abb. 82). Der am Aufbau beteiligte Außenintegumentteil ist mit ca. $\frac{1}{3}$ des freien Funikulus verwachsen; seine Außenzellen messen $260 \times 175 \mu$. Die übrigen Außenzellen besitzen ebenfalls große, sogar noch längere Lumina, die beim Schneiden meist zerreißen.

Es unterscheiden sich also die Elaiosomen der verschiedenen Veilchenarten durch die Größe, das Ausmaß der Hypertrophie der epidermalen Zellen, durch die Gestalt und die Maße der Grundzellen und durch den Ort und den Grad der Speicherung von Inhaltsstoffen wie z.B. Fett. Die Fettspeicherung hängt dabei nicht ausschließlich von der Mächtigkeit des Elaiosomes ab, wie ein Vergleich von *V.biflora* mit *V.palustris* zeigt. Der Grad der Myrmekochorie entspricht mehr oder weniger dem anatomischen Bau. Ein Vergleich der Abbildungen 78 bis 81 mit der graphischen Darstellung des Transportes durch Ameisen bei *Viola lutea*, *V.elatior* und *V.odorata* (Abb. 83) veranschaulicht dies recht deutlich. Formen mit stark hypertrophierten Außenzellen werden von den Ameisen "lieber" eingesammelt als die anderen. So erhalten wir folgende absteigende Reihe, die aus Versuchen SERNANDER's und eigenen Beobachtungen gewonnen wurde: *V.odorata* > *V.hirta*, *V.suavis*, *V.pubescens* etc. > *V.riviniiana*, *elatior*, *mirabilis* etc. *V.arvensis*, *V.lutea* > *V.palustris*. Letztere soll nach SERNANDER nicht myrmekochor sein, obwohl in den vergrößerten Epidermiszellen Fett eingelagert ist.

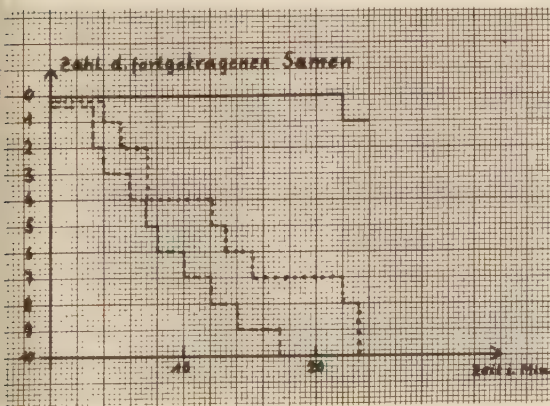


Abb.83: Myrmekochorie

bei *V.lutea* ———

V.elatior

V.odorata - - - -

Versuchstier: *Formica*

rufa

2.) Die Futterzellenschicht.

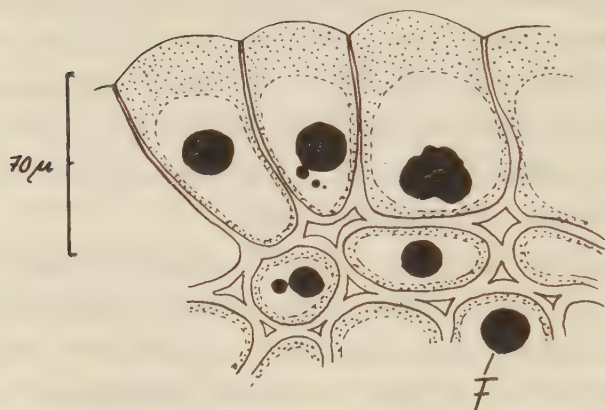
Den peripheren Zellschichten der Elaiosomen kommt die größte ökologische Bedeutung zu, denn die in ihnen enthaltenen Stoffe stellen den entscheidenden Faktor dar, von dem es abhängt, ob die Verbreitungseinheit von den Ameisen verschleppt wird oder nicht. Dafür sprechen nicht allein die in den vorigen Abschnitten gemachten Erfahrungen, sondern auch die Beobachtung, daß die Ameisen meist nicht das ganze Elaiosom fressen. Zumindest anfangs begnügen sich die Ameisen damit, das Elaiosom nur anzubeißen. Dabei wird offensichtlich nur oder doch hauptsächlich der Inhalt der Außenzellen geschmacklich wahrgenommen; je nach dem Geschmackswert wird die Verbreitung früher oder später besorgt. Uns interessiert daher der Bau der Außenzellen ganz besonders, und jene ihrer Eigenschaften, die mit einer optimalen Verbreitungseffektivität zusammenfallen. Wir bleiben uns dabei jedoch bewußt, daß sie nur als Gefäß für jene Inhaltsstoffe von Wichtigkeit sind, welche die Verschleppung durch Ameisen auslösen, und daß ihre besondere Gestaltung somit nur indirekt, nämlich über die damit verbundene mehr oder weniger günstige Stoffzusammensetzung wirksam ist.

Sehr viele Elaiosomen lassen überhaupt keine deutliche Differenzierung einer besonderen Futterzellenschicht erkennen; die Außenzellen sind nicht größer als die übrigen Gewebselemente. Von den Fällen, wo die Epidermis eine geringmächtige Lage über den eigentlichen inhaltsreichen Elaiosomenzellen bildet, (Asarum, Gagea, Iris) können wir dabei absehen. Kleinlumige Außenzellen besitzen jedoch Carex z.gr.T., Adonis, Potentilla

sterilis, Sarcothamnus, Ajuga, Rosmarinus, Lathraea, Melampyrum, Claytonia, Fedia, Carduus und Centaurea. Sie unterscheiden sich bei den meisten der genannten Arten nicht von den übrigen nach innen zu folgenden Zellagen; nur selten deutet sich eine morphologische Sonderstellung an. Einige Beispiele aus dieser Gruppe mögen diesen Fall näher erläutern.

Bei Melampyrum umgibt das wenigsschichtige Integument den Hauptteil des Elaiosomes. Seine Epidermiszellen speichern Fett, sofern sie dünnwandig sind. Dazwischen liegen des öfteren jedoch Nester von Zellen mit stark verdickten Außenwänden; sie sind fettfrei. Das Integument löst sich leicht vom Samen, wodurch das eigentliche Elaiosom den Ameisen zugänglich wird. Die Futterzellen grenzen sich hier morphologisch nur undeutlich vom Rumpfteil des Elaiosomes ab. Es fällt immerhin auf, daß ein 2-3 Lagen umfassender äußerer Bereich vornehmlich Öl enthält. Diese Futterzellen sind wie die übrigen Elemente des Elaiosomes mit dünneren Wandungen als das Keimlingsendosperm ausgestattet. Die äußerste Lage des Elaiosomes besitzt keine Kutikula, wodurch dieses weiterhin vom Keimlingsendosperm unterschieden ist; die Außenwände dieser Schicht sind konkav vorgewölbt und enthalten in diesem Bereich den größten Plasmaanteil. Die peripheren Wandungen sind zarter als alle übrigen (Abb.84). (Bezüglich Keimlings- u. Elaiosomenendosperm vgl. Abb.45)

Die in die selbe Verwandtschaft gehörenden Lathraea squamaria weist nicht die nämliche Scheidung in einzelne Zellschichten auf. Der als Elaiosom abgegliederte Endospermteil wird von Zellen aufgebaut, die durchwegs fettes Öl beinhalten. Die Wandungen unterscheiden sich von denen im Keimlingsendosperm in ähnlicher Weise wie bei Melampyrum.



Bei *Ajuga* sind die dicht mit Öl gefüllten Zellen der Außenschicht des Elaiosomes viel kleiner als die übrigen ($15 \times 15 \mu$ gegenüber den anderen ca. $48 \times 48 \mu$ messenden). Bei der Abtrennung der Klausen

Abb.84: Melampyrum; Futterzellen des Elaiosomes (abgeschnürter Endospermteil). Die einzelnen Zellen unterscheiden sich größenmäßig - mit Ausnahme der etwas kleinzelligeren zweiten Schicht - nicht von den Grundgewebszellen des Elaiosomenrumpfes. F = Fett.

von der Achse zerreißen einige dieser äußerst dünnwandigen Außenzellen, so daß ein Teil des Inhaltes frei an der Oberfläche des Elaiosomes liegt.

Bei *Reseda* besteht die Futterzellenschicht aus drei bis vier Lagen rundlicher, ca. 35μ großer Zellen. Jene Epidermiszellen, die bei der verwandten Familie der *Papaveraceae* (*Corydalis*) hypertrophieren, sind etwas größer ($46 \times 53 \mu$) aber auch dickwandiger.

Bei *Sarothamnus* wird die Futterzellenschicht von zwei bis drei Reihen fetthaltiger Zellen ($53 \times 49 \mu$) aufgebaut. Auch in deren Lumina finden sich Fett-Tröpfchen und die Zellwände sind etwas dünner als bei einem Teil der folgenden Zellen.

Die *Centaurea*-Arten besitzen eine 8-10-schichtige Futterzellenlage aus kleinen dünnwandigen Einzelelementen. Bei *Centaurea montana* messen sie ca. $55 \times 25 \mu$ z.T. auch $90 \times 20 \mu$, während die größten von *Centaurea cyanus* etwa $25 \times 18 \mu$ erreichen. An der Peripherie sind diese stark zerrissen, so daß der Inhalt teilweise austritt. Die Futterzellen von *Centaurea scabiosa* bilden ein Lager von geringerer Mächtigkeit; sie sind etwas dicker als bei den Vorgenannten, meist länglicher ($53 \times 18 \mu$), seltener sind auch rundliche untermischt.

Das Futtergewebe bei *Carduus nutans* ist ebenfalls aus vielen kleinen Zellen zusammengesetzt.

Die kleinzellige Futterlage anderer Arten besteht nur aus einer Zellschicht, so bei *Potentilla sterilis*, *Helleborus*, *Ranunculus ficaria*, *Adonis vernalis*, *Anemone nemorosa* und *Euphorbia pr.p.*. Die Zellen sind teils länglich, und zwar epidermisartig liegend (*Ranunculus ficaria*), oder palisadenartig stehend (*Euphorbia cyparissias*), teils aber auch mehr oder weniger kurz rechteckig (*Potentilla sterilis*). Sie sind bei den oben genannten Arten kleiner oder gleich groß wie die Zellen des darauf folgenden Grundgewebes. Bei *Ranunculus ficaria* messen sie ca. $175 \times 50 \mu$, bei *Anemone nemorosa* $35 \times 35 \mu$, bei *Adonis vernalis* $65 \times 50 \mu$, bei *Euphorbia amygdaloides* $15 \times 55 \mu$, bei *Euphorbia exigua* $20 \times 35 \mu$, bei *Potentilla sterilis* $65 \times 50 \mu$.

Die Arten der eben gekennzeichneten Gruppe haben durch folgende Merkmale den Weg einer Differenzierung zu einer besonderen Futterzellenschicht beschritten: 1.) Futterzellenschicht mehrschichtig, aber vom inhaltsstoffarmen Trägergewebe gut unterschieden (*Centaurea*, *Carduus*, *Mercurialis*,

Fumaria). 2.) Lagerung von Inhaltsstoffen vornehmlich in den äußeren Bereichen des Elaiosomes (Ajuga, Pedia, Sarothamnus, Reseda, Potentilla sterilis, Melampyrum). 3.) Lokalisation von Inhaltsstoffen wie Fett ausschließlich in den morphologisch unauffälligen Außenzellen (Rosmarinus, Euphorbia pr.p., Viola pr.p., Anemone nemorosa, Adonis vernalis). 4.) Die inhaltsstoffspeichernden Außenzellen sind zwar nicht durch ihre Größe, aber durch ihre besondere Gestalt von den übrigen Zellen geschieden (Ranunculus ficaria, Euphorbia amygdaloides).

Anders als bei allen vorhin genannten Arten besitzt die nun folgende Gruppe Elaiosomen, deren Außenzellen gegenüber den anderen im Wachstum deutlich vorangeeilt sind, ohne daß man sie bereits als hypertrophiert bezeichnen könnte. Euphorbia pr.p., Viola pr.p., Polygala, Knautia, Potentilla alba, Primula vulgaris dürfen hierher gerechnet werden.

Bei den Knautia-Arten messen die fettspeichernden Futterzellen - sie sind dünnwandiger als alle übrigen Elemente des Elaiosomes - ca. $70 \times 35 \mu$. Sie werden von einer Epidermis überdeckt, deren kleinzellige Zellen in den Wänden Fett enthalten.

Auch die schmal-zylindrischen Außenzellen des Elaiosomes von Euphorbia cyparissias und der Polygala-Arten heben sich vom Grundgewebe deutlich ab. Bei der genannten Wolfsmilch-art sind die Futterzellen teilweise doppelt so lang (140μ) als die darunterliegenden (70μ). Der Gegensatz verschärft sich zu dem dadurch, weil jene bei der doppelten Länge nur halb so breit sind. Bei Polygala haben die Außenzellen besonders in den drei Hauptwachstumszonen des Elaiosomes eine erhebliche Streckung erfahren.

Bei *Potentilla alba* wurde die Höhe der peripheren fett-haltigen Zellen zu rund 65 μ gemessen bei nur 18 μ großen Grundzellen. Auch innerhalb dieser Gruppe differenziert sich das Futtergewebe in ähnlicher Weise wie bei der vorigen. Ein mehrschichtiges inhaltsstoffreiches Gewebe tritt uns bei *Knautia*, *Primula vulgaris*, *Polygala* und *Viola pr.p.* (z.B. *V. elatior*) entgegen. Bei *Euphorbia* und [†] auch bei *Potentilla* beschränkt sich dagegen die Fetteinlagerung einzig auf die Epidermis des Elaiosomes.

Morphologisch am stärksten umgebildet sind die Elaio-somen mit stark hypertrophierten Außenzellen. Sie messen bei *Puschkinia* 180 μ , bei *Moehringia*, *Chelidonium* und *Hepatica* 350 μ , bei *Stylophora*, *Asarum*, *Viola pr.p.* und *Scilla* 400 bis 450 μ , bei *Lamium* und *Pulmonaria* ca. 550 μ , bei *Symphytum* und *Corydalis* sogar ca. 1300 μ .

Bei *Luzula*, *Galanthus*, *Gagea* und *Iris* bilden die Futterzellen einen vielschichtigen Körper; die anderen Arten besitzen eine einschichtige Futterzellenlage. Bei *Galanthus*, *Luzula*, *Gagea*, *Iris* und *Asarum* werden die eigentlichen, stark hypertrophierten Futterzellen von einer geringmächtigen Epidermis überdeckt. Bei *Galanthus* sind ihre Zellen noch verhältnismäßig großlumig. Bei *Asarum* werden diese dagegen in späten Stadien der Ontogenie soweit zurückgebildet, daß nur ein polygonales Netzwerk auf den hypertrophen Elaiosomenzellen übrigbleibt. (Reduktionsreihe der Epidermis von *Galanthus* bis *Asarum*). Der große Hypertrophiegrad macht sich nicht alleine in der enormen Vergrößerung der Zellwände bemerkbar. GEITLER (1944, 1949, 1950) hat in diesen Riesenzellen durch Endomitose stark vergrößerte Zellkerne feststellen können (*Gagea*, *Scilla*, *Corydalis*).

Der Unterschied der diploiden Meristemkerne zu den ausgewachsenen Riesenkernen von *Corydalis* beträgt nach GEITLER (1944) 1 : 400.

3.) Das Grundgewebe.

Die besprochenen Ameisen-anlockenden äußeren Gewebelagen ruhen auf einem mehr oder minder mächtigen Rumpfteil des Elaiosomes. Er wird von unterschiedlich gestalteten Zellen aufgebaut, die meist Inhaltsstoff-frei oder -arm sind und die mit ihren manchmal verdickten Zellwänden den Ameisen weiteres Hineinbeißen wenn auch nicht verwehren, so doch erschweren. Der von diesen Zellen aufgebaute Verband kann als Grundgewebe bezeichnet werden. Es hebt sich allerdings das Grundgewebe manchmal nicht sehr scharf von der Futterzellenschicht ab.

Interzellularenreich und daher schwammig locker ist das Grundgewebe von *Adonis*, *Fumaria*, *Potentilla alba*, *Rosmarinus*, *Primula* und *Melampyrum*. Bei *Adonis vernalis* bildet es sich aus dem Mesokarp. Die rundlichen, dünnwandigen Zellen liegen im lockeren Verbande; sie enthalten nur Spuren eines desorganisierten Zellinhaltes. Es ist daher anzunehmen, daß nicht nur die Interzellularen sondern auch die Zellen selber das Licht durch die enthaltene Luft total reflektieren. Weiter oberhalb geht das weiße Elaiosom in die grüne Fruchtwand über, weil dort das Mesokarp aus intakten, chlorophyllhaltigen Zellen aufgebaut wird. Das Grundgewebe von *Melampyrum* besteht aus im Schnitt rundlichen Zellen, die im Gewebeverband zahlreiche kleinere Lufträume aussparen. Eine histologische Fein-

gliederung des Grundgewebes kann bei manchen *Melampyrum*-arten vorgenommen werden (vgl. SERNANDER 1906). Bei *Potentilla alba* sind die Interzellularen vornehmlich auf den Bereich des Grundgewebes, der an die Außenzellen grenzt, beschränkt. Bei *Fumaria* ist das Grundgewebe, ein Teil des Perikarpes, chlorophyllhaltig. Das Elaiosom erscheint daher nicht weiß, sondern gelb-grünlich.

Ein Grundgewebe ohne Interzellularen, welches aus mehr oder weniger weitleumigen, isodiametrischen Zellen aufgebaut wird, kennzeichnet einige Arten folgender Gattungen: *Potentilla pr.p.*, *Viola pr.p.*, *Euphorbia*, *Ranunculus*, *Carduus*, *Ajuga*, *Reseda*, *Sarothamnus*, *Anemone pr.p.*, *Polygala*, *Scilla*, *Chionodoxa*, *Chelidonium*, *Corydalis*, *Moehringia*. Bei *Moehringia* bildet das Grundgewebe die Achse des Elaiosomes. Es besteht aus kleineren Zellen, die jeweils eine Oxalatdrüse beinhalten. Das Grundgewebe von *Scilla* und *Chionodoxa* enthält in einzelnen Zellen Oxalatinkluden in Raphidenform. Zudem fallen größere, wohl schizogene, Interzellularengänge auf, die aber nicht wie bei den Arten der vorigen Gruppe Luft enthalten. Bei *Corydalis* wird in den Zellwänden des ein- bis zweischichtigen Grundgewebes ein braungefärbter Stoff abgelagert, der die nämliche intensiv dunkle Färbung wie die der Samenschale verursacht; es wird sich wohl um den gleichen Stoff (Gerbsäure ?) handeln, der die Samenschale äußerlich imprägniert. Die Schicht der Grundzellen von *Chelidonium* ist derjenigen von *Corydalis* homolog. Doch enthält hier die ein- bis zweischichtige Basalzellenlage genau ebenso wie die hypertrophierten Außenzellen Inhaltsstoffe. Diese wenig scharfe Trennung zwischen Futterzellen und Grundgewebe ist auch

bei den folgenden Gattungen verwirklicht. Bei *Ajuga* geht die kleinlumige Futterzellenschicht in größere Grundgewebszellen über, die nur verstreut einige Lipoidtröpfchen enthalten. Bei *Polygala* besteht das Grundgewebe aus polygonalen Zellen, die nach außen zu in ihren Wänden Fett speichern, nach innen dagegen fettfrei und kollenchymatisch verdickt sind. Bei *Sarothamnus* ist das Grundgewebe ebenfalls in zwei Bereiche geschieden, einen dünnwandigen inhaltslosen basalen und einen dickwandigen, mit lipoiden Zellwänden versehenen oberen Teil. Auch das recht dickwandige Grundgewebe mancher *Viola*-Arten (z.B. *V. lutea*, *V. elatior*) sowie das von *Primula vulgaris* und *Iris* speichert Öl. Von den anderen oben genannten Gattungen besitzen die Arten *Euphorbia cyparissias*, *Anemone nemorosa* und *Potentilla sterilis* [†] dickwandige, *Ranunculus ficaria* und *Mercurialis annua* dünnerwandige Grundgewebszellen. Die vorstehende Gruppe wurde durch den Mangel von Interzellularen charakterisiert. Es fragt sich aber, wie die weiße Farbe des Elaiosomes hier zustande kommt. Wahrscheinlich beinhaltet ein Teil der Grundgewebszellen selber Luft. Die einzelnen Zellen lassen ja meist keine Spur eines Inhaltes erkennen; recht häufig sind sie desorganisiert und zerrissen.

Bei einer weiteren Gruppe von Elaiosomen schließlich sind die Grundzellen langgestreckt. Sie begleiten meist das Leitbündel und können, falls sie auch dickwandig sind, bereits als Trägerzellen des Elaiosomes angesehen werden. Bei *Anemone hepatica* bleiben die Wände noch verhältnismäßig dünn.

Die einzelnen Elemente unterscheiden sich durch eine größere Länge und Breite von den leitbündelbegleitenden Zellen. Die recht dickwandige Zellschicht von *Pulmonaria*, von

der aus die Futterzellen ausgehen, hat mit dem Leitbündel nichts gemein; sie sitzt dem Endokarp auf. Bei anderen Arten der Familie, etwa bei *Symphytum*, findet sich die gleiche Basalzellenschicht, ohne daß es zu der starken mechanischen Versteifung kommt. Bei *Centaurea montana* und *C. cyanus* wird der Innenteil des Elaiosomes von einem Grundgewebe eingenommen, dessen Zellen bei *C. cyanus* weniger, bei *C. montana* stärker verbogen sind. Sie können nahezu mit Tracheiden verglichen werden, denn zahlreiche längliche, allerdings einfache, Tüpfel perforieren die Wände. In den *Knautia*-Elaiosomen lassen sich die langgestreckten dickwandigen Zellen des Grundgewebes nicht so leicht vom Leitbündel unterscheiden. Im Gegensatz zu den Leitbündelbegleitenden Zellen speichern sie jedoch in ihren Wänden Fett.

Eine gewisse Sonderstellung nehmen die Elaiosomen von *Asarum europaeum*, *Luzula pilosa* und *Galanthus nivalis* ein. Bei *Asarum europaeum* füllen die Grundgewebszellen den Hohlraum des kahnförmigen Samens aus; sie sind im basalen Teil isodiametrisch, im oberen Teil dagegen länglich. Bei *Luzula pilosa* und *Galanthus nivalis* ist schließlich überhaupt kein Grundgewebe ausgeprägt. Die hypertrophen Futterzellen dieser beiden Arten bauen allein das interzellularenreiche mehrschichtige Elaiosom auf.

Zusammenfassend ergibt sich, daß die Grundzellenschicht umso stärker von der Außenzellenschicht abgesetzt ist, je abweichender die Gestalt ihrer einzelnen Elemente ist (was bei den Arten der dritten Gruppe am ausgeprägtesten der Fall ist) und je weniger Lipide in ihr gespeichert werden. Das Ausmaß der Stoffspeicherung in den Zellen des Grundgewebes

läßt sich wie folgt charakterisieren: 1.) Fettige Einschlüsse im Grundgewebe zahlreich (*Viola pr.p.*, *Chelidonium*, *Iris ruthenica*, *Ajuga*), 2.) Fett nur in den Zellwänden des Grundgewebes nachweisbar (*Polygala*, *Sarothamnus*, *Primula*, *Knautia*), 3.) Im Grundgewebe kein Fett, aber Stärke nachweisbar (*Anemone hepatica*, *Ranunculus ficaria* und *Euphorbia exigua*), 4.) Kein Fett im Grundgewebe vorhanden (*Anemone hepatica*, *Centaurea pr.p.*, *Pulmonaria*, *Symphytum*, *Rosmarinus*, *Melampyrum* etc.), 5.) Kein Fett im Grundgewebe; dieses entweder mit (Gerb-?) Stoffen imprägniert (*Corydalis*) oder mit Oxalatkristallen (*Moehringia*, *Scilla*, *Chionodoxa*) versehen.

4.) Das Trägergewebe.

Die Elaiosomen sitzen entweder direkt der Frucht- oder Samenwand an, oder sie entspringen dem innervierenden Leitbündel. Das Leitgewebe erfüllt somit in vielen Fällen nicht allein die Aufgabe des Stofftransportes, es dient auch gleichzeitig als Trägergewebe. Die Insertionsweise hängt natürlich von der ontogenetischen Herkunft des Elaiosomes ab. Fast alle Elaiosomen, die aus anatropen und kampylotropen Samenanlagen entstanden sind, ruhen auf dem Raphelcitbündel, so z.B. die von *Chelidonium*, *Corydalis*, *Viola* und *Asarum*. Bei *Galanthus*, *Luzula* und *Iris* etc. stellt neben dem Leitbündel auch die Sklerotesta einen Anheftungsbereich für das Elaiosom dar. Eine zentrale Achse des Elaiosomes bildet das Leitbündel der Apokarpie von *Anemone hepatica*, *A. nemorosa*, *Ranunculus ficaria* und von *Adonis vernalis*, sowie von *Potentilla alba*, *P. sterilis* und bei den *Knautia*-Früchten. In diesen Fällen

sind die Elaiosomen auch basal an der Sklerotesta inseriert. Das Elaiosom der Centaurea-Arten ist teilweise am Leitbündel, teilweise am übrigen Achänengrund befestigt. Ausschließlich mit der Samen- bzw. Fruchtschale sind die Elaiosomen von Euhporbia, Polygala, Sarothamnus, Scilla, Chionodoxa, Pulmonaria, Symphytum, Rosmarinus, Ajuga, Lamium und Fumaria verbunden. Bei Carduus nutans bildet die persistierende Griffelbasis zusammen mit dem oberen Rand der Achäne die Ansatzstelle des Elaiosomes.

5.) Das Abschlußgewebe gegen die Verbreitungseinheit.

Die harten Samen- und Fruchtschalen garantieren einen ausreichenden Schutz des Embryos und des Endospermes vor weiterdringenden Eingriffen der Ameisen. Die Anatomie der Samenschalen findet sich in NETOLITZKY (1926) dargestellt. Auch der äußere Bau der Fruchtschalen ist hinlänglich bekannt (z.B. SCHOENICHEN 1923). Kritische Stellen ergeben sich jedoch an der Eintrittsstelle des Leitbündels in die Frucht bzw. in den Samen. Sie werden durch Oxalatkristalle (Centaurea cyanus, Knautia, Moehringia trinervia) durch Schutzstoffimpregnierte Zellen (Corydalis, Moehringia, Asarum, Luzula, Reseda, Melampyrum, Lathraea, Symphytum, Pulmonaria) oder besonders dickwandige Zellen (Potentilla alba) blockiert.

6.) Die Lokalisation der Inhaltsstoffe.

Im Vorhergehenden zeigte sich wiederholt, daß die Inhaltsstoffe selten gleichmäßig im Elaiosom verteilt sind.

Dies gilt besonders für die histochemisch leicht nachweisbaren Fette und für Stärke. Für die anderen Inhaltsstoffe ist die Feststellung einer bestimmten histochemischen Lokalisation ungleich schwerer, weil in den großen Elaiosomenzellen eine Ver- und Ausschwemmung der hydrophilen Bestandteile nicht leicht zu vermeiden ist.

Die Einlagerung von Stärke erfolgt fast immer in der Nähe des innervierenden Leitbündels (z.B. *Anemone nemorosa*, *Ranunculus ficaria*).

Über die Fettspeicherung läßt sich folgendes zusammenfassen. Einerseits lagert sich Fett ausschließlich im Zelllumen oder vornehmlich in den Zellwänden andererseits aber sowohl im Lumen als auch in der Wand ab. Die Speicherung im Lumen ist die Regel und wurde an zahlreichen Einzelfällen bereits belegt. Folgende Arten besitzen dagegen in den Zellwänden Lipoidspeicher: *Puschkinia scilloides*, *Asarum*, *Euphorbia helioscopia* und *Polygala* sowie das Grundgewebe von *Sarothamnus*. Beide Möglichkeiten sind in der Weise öfters verwirklicht, daß die Hauptmenge des Fettes sich im Zelllumen befindet, ein kleinerer Teil aber auch in den Zellwänden (z.B. *Knautia*, *Viola*, *Euphorbia pr.p.*, *Chelidonium*, *Stylophora*, *Anemone nemorosa*, *Helleborus*). Manchmal sind es dabei nur die äußeren Wände der Futterzellen, die positive Sudanreaktion geben. Da Sudan auch mit Kutin positiv reagiert, wurden nur jene orangeroten Farbreaktionen gewertet, die sich auf die gesamte Zellwand erstrecken. Bei *Adonis vernalis* erstreckt sie sich allerdings nur auf den Elaiosomenbereich. Sofern die äußeren Zellwände Fettspeicher darstellen, sind sie nicht selten recht dickwandig (*Viola*, *Euphorbia*, *Polygala*, *Knautia*, *Helleborus*).

Wenn Lipide in der Außenwand einmal reichlich vorhanden sind, so können sie auch an die Oberfläche treten und äußerlich einen dünnen Film bilden. Ein solcher tritt z.B. regelmäßig bei den Euphorbia-Arten auf; teilweise bilden sich sogar linsenförmige Fettanhäufungen. Es darf allerdings hierbei die Möglichkeit einer nachträglichen Fettverschmierung beim Schneiden - trotz der Gefriertechnik - nicht ganz ausgeschlossen werden; sie ist jedoch in dieser Form unmöglich, wenn die Zellwand nicht lipophil wäre. Von der bevorzugten Einlagerung von Fett in den äußeren Gewebeteilen, den sog. Futterzellen, war schon wiederholt die Rede. Bei Euphorbia, Potentilla alba, Rosmarinus und anderen Arten ist dies besonders deutlich zu sehen. Die Raphe von Helleborus speichert vornehmlich an der Trennfläche von der Plazenta in den Lumina und den Wänden Fett. Bei verschiedenen Spezies einer Gattung kann die Art und Weise der Fettspeicherung recht verschieden sein. Während Euphorbia cyparissias, E. amygdaloides, E. lathyroides und die anderen myrmekochoren Arten der Gattung in den Außenzellen Fett beinhalten, ist es bei der nicht myrmekochoren Euphorbia helioscopia auf die Zellwände mehrerer Schichten des peripheren Elaiosomentales beschränkt. Euphorbia helioscopia erinnert hierin an die Polygala-Arten. Ein Konzentrationsgefälle der Lipoidteile innerhalb einer Zelle in abseminaler Richtung glaubt SZEMES in den hypertrophen Elaiosomenzellen von Chelidonium beobachtet zu haben. Auch bei Pulmonaria und Symphytum liegen die Öltröpfchen nur im unteren Teile der langen schlauchförmigen Elaiosomenzellen, also im äußeren Bereich des Anhangs.

7.) Auswertung der Ergebnisse.

Die Unterschiede im Elaiosomenbau verschiedener Arten, Gattungen und Familien betreffen vor allem die äußeren Zelllagen, die Futterzellenschicht, aber auch zum Teil das Grundgewebe. Als morphologisch stärker abgeleitet sind die hypertrophierten Futterzellen gegenüber den normal großen zu betrachten. Auch die damit oft zusammenhängende Differenzierung mehrerer Gewebepartien im Elaiosom scheint morphologisch komplizierter zu sein. Es gilt nun die verschiedenen morphologischen Abstufungen hinsichtlich folgender Fragestellung auszuwerten: sichert ein größerer morphologischer Aufwand eine höhere Verbreitungseffektivität? Die Fragestellung ist einmal auf taxonomisch enger Verwandtes, zum anderen aber auch auf nicht Zusammengehörendes zu beziehen. Im Bereich einer oder zweier nah verwandter Gattungen erhöht ein abgeleiteter Bau auch den Verbreitungserfolg. Sehr schön wird dies aus den Versuchsergebnissen SERNANDER's für *Anemone nemorosa* und *A. hepatica* deutlich (vgl. auch Abb. 56 und 57). Vier Versuche in denen jeweils 10 Früchte beider Arten ausgelegt wurden, zeigten eine eindeutige Bevorzugung der Verbreitungseinheiten von *A. hepatica*. Ähnliches gilt auch für die Gattungen *Euphorbia* und *Viola* (SERNANDER; vgl. auch Abb. 80-82 und 83). Die Samen der *Melampyrum*-Arten besitzen einen ungleich höheren Myrmekochoriegrad als die von *Lathraea* (SERNANDER); von der unterschiedlichen Organisationshöhe beider Elaiosomen mag ein Vergleich der Abb. 47 und 49 zu überzeugen.

Vergleicht man jedoch die Verbreitungseffektivität von Elaiosomen verschiedener Familien, so scheint ein abgeleiteter Bau keine verbreitungsfördernde Rolle zu spielen. So ist

es z.B. erstaunlich, daß die Verbreitungseinheiten von *Melica* - mit ihren zähen, alles andere als fleischigen Elaiosomen - von Ameisen mit dem gleichen Erfolg vertragen werden wie die mit fleischigen, hypertrophen Bildungen versehenen Anhänge von *Lamium* oder *Iris ruthenica* (SERNANDER). Wenn man weiterhin aus den Experimenten SERNANDER'S entnimmt, daß *Helleborus foetidus* gegenüber *Chelidonium majus*, *Helleborus purpurascens* gegenüber *Lamium album*, *Carduus nutans* und *C. pycnocephalus* gegenüber *Mercurialis*, gegenüber *Euphorbia characias* und selbst gegenüber *Symphytum officinale* bevorzugt verschleppt werden, dann möchte man doch annehmen, daß ein erhöhter morphologischer Aufwand keineswegs der Garant für eine größere Verbreitungseffektivität darstellen muß.

VI. Diskussion der Ergebnisse

Die Elaiosomen weisen eine Häufung von Eigenschaften auf, die eine spezifische Ausnützung des Verbreitungsfaktors, der Ameisen, möglich machen. Den Ausdruck "spezifische Ausnützung" benützt GOEBEL (1924) in seinem Buche über die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen im Gegensatz zur "zufälligen Ausnützung". In Analogie zu den Verhältnissen der Blütenökologie (bestäubungssichernde Faktoren) wurde schon der Begriff der verbreitungssichernden Faktoren eingeführt. Man kann sich z.B. die Frage vorlegen, ob diese bei den Myrmekochoren in genau demselben Maße vorhanden sind, wie etwa bei den anemochoren Compositen-Achänen. Im Falle der Myrmekochorie wird - ähnlich wie bei der Blütenökologie - die Sinnesphysiologie der Insekten zur Klärung dieser Frage beitragen können. Als "sichernd"

bezeichnen wir dabei diejenige Konstellation von morphologischen und physiologischen Gegebenheiten, welche die Bestäubung bzw. die Verbreitung zwangsläufig bedingen. Diese "Sicherung" ist allerdings nur im Falle einer mehr oder weniger unmittelbaren Berührung und Überschneidung der Lebenssphären beider Partner gegeben. Je größer der Abstand des pflanzlichen vom tierischen Partner ist, desto weniger kann man von "sichernden", sondern eher von "fördernden" Faktoren sprechen. So ist eine besondere Lage und Entwicklung einzelner Blüten-
teile nur dann der Garant für eine Bestäubung, wenn ein Insektenbesuch tatsächlich erfolgt. Die anlockenden, mehr oder weniger in die Ferne wirkenden, Eigenschaften der Blüte können wir nur als - wenn auch in einem sehr hohem Grade - bestäubungsfördernd ansprechen. Im Falle der Myrmekochorie sichern offensichtlich die charakterisierten stofflichen Eigenschaften der Elaiosomen, wie z.B. die Fettsäuren und Zucker, die Verschleppung, sofern einmal die Ameisen auf sie aufmerksam geworden sind. Hinsichtlich der Nahwirkung der Elaiosomen kann man demnach von verbreitungssichernden oder, vorsichtiger, zumindest von -fördernden Eigenschaften sprechen. Eine weiterreichende Wirkung scheinen die Elaiosomen auf die Ameisen allerdings nicht auszuüben, da man immer wieder beobachten kann, wie Ameisen an Elaiosomen vorbeieilen, ohne sie zu bemerken; sie werden offensichtlich erst bei unmittelbarer Berührung wahrgenommen. Hier kommt aber als weiterer ökologischer Faktor die Allgegenwart der Ameisen auf der Bodenfläche unserer mitteleuropäischen (und erst recht der tropischen) Waldgesellschaften hinzu. Die überwiegende Zahl der europäischen Myrmekochoren sind -

abgesehen von einigen Ruderalpflanzen mediterraner Herkunft - holarktische Waldpflanzen. Wie SERNANDER gezeigt hat, kommt jedem "Stockwerk" unserer Waldgesellschaften eine bevorzugt vertretene und gleichzeitig effektvollste Verbreitungsweise zu. Die Myrmekochoren erreichen in der unteren Feldschicht ihre optimale Entfaltung; alle anderen Verbreitungsarten sind in diesem Bereich nicht so wirkungsvoll wie die Myrmekochorie. Es handelt sich somit um eine zweckvolle Korrelation mehrerer Eigenschaften, die durch natürliche Auslese entstanden sein mögen, wie SERNANDER annimmt. Dagegen machen die morphologischen Beziehungen der Elaiosomen zu anderen zoochoren Verbreitungseinrichtungen die Meinung SERNANDER's unwahrscheinlich, daß es sich bei der Myrmekochorie biologisch gesehen um eine Erscheinung "sui generis" handle. Die Vielfalt der "Arillen" in den Tropen weisen zwischen einzelnen morphologisch-biologischen Extremen eine Zahl von ökologisch weniger fixierten Übergangsbildungen auf. Wenn aber in den gemäßigten Regionen den "Arillen" spezifischere Funktionen zukommen, so ist das wohl nur als Zeichen einer stärkeren Differenzierung eines morphologisch und biologisch plastischen Ausgangszustandes zu werten.

Wenn die Ameisen eine ausschlaggebende Rolle als Selektionsfaktoren gespielt hätten, dann müßten die äußerlich am höchsten organisierten Elaiosomen auch die größte Verbreitungseffektivität besitzen. Dies ist jedoch nicht der Fall. Wenn bei der Ökogenese der Elaiosomen eine Selektionswirkung der Ameisen überhaupt in Betracht zu ziehen ist, dann wohl nur in Bezug auf die Stoffzusammensetzung.

VII. Zusammenfassung der wichtigeren
Ergebnisse.

1. In den Elaiosomen wurden einige lipoiden Stoffe, vermutlich freie Fettsäuren, nachgewiesen, durch den R_f -Wert und Vergleichssubstanzen teilweise charakterisiert, sowie ihre verbreitungsökologische Bedeutung wahrscheinlich gemacht.
2. In den Elaiosomen sind regelmäßig Glukose und Fruktose, seltener Saccharose vorhanden.
3. Die Konzentrationen der einzelnen Zucker liegen, auf den Wassergehalt des gesamten Elaiosomes bezogen, beträchtlich über den Geschmacksschwellenwerten der Ameisen.
4. Auch diejenigen Elaiosomen, die bisher als inhaltslos bezeichnet wurden, enthalten sowohl jene charakteristischen lipophilen Stoffe als auch Zucker.
5. Die Elaiosomen enthalten regelmäßig Vitamin B_1 und C.
6. Zucker und Lipide sind außer in Elaiosomen auch in den Ausscheidungen anderer myrmekophiler Organe des Pflanzen- u. Tierreiches regelmäßig vorhanden.
7. Die Müller'schen Körperchen enthalten die Zucker Glukose, Fruktose und Saccharose; in den Belt'schen Körperchen jedoch fehlen diese.
8. Die Elaiosomen können aus epidermalen oder aus subepidermalen Schichten der Samenanlage entstehen; eine Homologie zur Sarkotesta ist daher von Fall zu Fall zu prüfen.

9. Bei *Melampyrum* und *Lathraea* entstehen die Elaiosomen durch Abtrennung des antipodialen Endospermes.
10. Die Elaiosomen sind weder morphologisch noch ökologisch gesehen Organe "sui generis"; verschiedene Beziehungen zu anderen Verbreitungsökologismen wurden aufgezeigt.
11. Die Ameisenverbreitung wird nicht so sehr durch den besonderen Bau der Elaiosomen bedingt; vielmehr ist eine bestimmte Stoffzusammensetzung für die Verbreitungseffektivität maßgebend. Das Problem wird einer Lösung erst dann näher gebracht werden können, wenn die Geschmacksphysiologie der Ameisen besser bekannt und die stoffliche Zusammensetzung der Symphilen-Exsudate untersucht sein wird.
12. Der Grad der Anpassung und die Möglichkeit einer von den Ameisen bestimmten Ökogenese wurden diskutiert.

L i t e r a t u r v e r z e i c h n i s

- ARESCHOUG, Af.W.C. 1881. Om Boragineernas och Labiaternas frukt. Botaniska Notiser 1, 1-22.
- BACHMAN, E. 1885. Beschaffenheit und biol. Bedeutung des Arillus einiger Leguminosen, insbesondere des Besenginsters. Ber.deutsch.bot.Ges. 3, 25-28.
- BACIU, V.A. 1931. Untersuchungen über den Ursprung und die Entwicklung des Elaiosoms bei den Boraginaceen. Bul.fac.sti.Cernauti 5, 48-63.
- BACIU, V.A. 1935. Anatomie der Boraginaceenfrucht mit besonderer Berücksichtigung des Elaiosomes und der Lösung der Merikarpien. Bul.Fac.sti.Cernauti 9, 123-169.
- BAILEY, J.W. 1954. Contributions to plant anatomy. Chronica botanica 15, 1-262.
- BAILLON, M.H. 1858. Étude générale du groupe des Euphorbiacées. Paris.
- BAILLON, M.H. 1874. Sur l'origine du Macis de la Muscade et des arilles en général. Compt.rend.hebdomad. 78, 779-782.
- BALICKA-IWANOWSKA, S. 1899. Contribution a l'étude du sac embryonnaire chez certains Gamopétales. Flora 86, 47-71.
- BELT, Th. 1874. The naturalist in Nicaragua. London.
- BEQUAERT, J. 1922. Ants in their diverse relations to the plant world. in: Wheeler 1922, 333-583.
- BEUMEE, J.G.B. 1927. Eenige vormen van elaiosomen aan zaden van tropische planten. Overdruk uit Handelingen van het Vierde Ned.-Ind. Natuurwetenschappelijk Congres 413-420.
- BISCHOFF, H. 1927. Biologie der Hymenopteren. Berlin.

- BRIQUET, J. 1897. Labiatae. In: Engler, A. u. K. Prantl, Pflanzenfamilien 4, 3a, 183-375.
- BUCHENAU, F. 1890. Monographia Juncacearum. Englers bot. Jahrb., 12, 1-495.
- BUKATSCH, F. 1941. Einige Anwendungen der Fluoreszenzmikroskopie. Zschr.f.d.ges.Naturwis. 7, 288-296.
- BUKATSCH, F. u. G. WILDNER. 1956. Ascorbinsäurebestimmung in Nektar, Pollen, Blütenteilen und Elaiosomen mit Hilfe einer neuen Mikromethode. *Phyton* 7, 37-46 (Argentinien).
- BUTENANDT, A. 1959. Wirkstoffe des Insektenreiches. Naturw. 46, 461-471.
- CHATIN, J. 1874. Études sur le développement de l'ovule et de la graine dans les Scrofularinées, les Solanacées, les Borraginées et les Labiées. Annales sci. nat. Paris, Ser. 5, 19, 5-107.
- CHODAT, R. 1890. Monographia Polygalacearum, Teil 1. Mem. Soc. Phys. D Hist. Nat. Genève. Vol. suppl. 7, 143 S.
- CZAPEK, F. 1913. Biochemie der Pflanzen. 2. Aufl. Jena.
- DAHMEN, M. 1892. Anatom.-physiol. Untersuchungen über den Funiculus der Samen. Jb.wiss.Bot. 23, 441-478.
- DELPINO, 1886-1889. Funzione mirmecofila nel regno vegetale. Bologna
- DETHIER, V.G. 1947. Chemical insect attractants and repellents. Philadelphia-Toronto.
- DETTO, C. 1905. Über direkte Anpassung. Biolog. Centrbl. 25, 226-235.
- DUSPİY, F. 1953. Der Kohlenhydratumsatz im Verdauungstrakt der Rhynchoten, ein Beitrag zum Problem der stofflichen Wechselbeziehungen zwischen saugenden Insekten und ihren Wirtspflanzen, Heft 75, 82-89.
- ENGLER, A. u. L. DIELS. 1936. Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin, 11. Auflage.

- FIEBRIG, K. 1909. *Cecropia peltata* und ihr Verhältnis zu *Azteca altari* etc. *Biolog.Cbl.* 29, 1-16, 33-55, 65-77.
- FISCHER, E. vgl. HOESCH, K. 1921. E.FISCHER; Sein Leben und sein Werk. *Ber.deutsch.chem.Ges.*, p.380.
- FOLIN, O. u. H.WU. 1920. A simplified and improved method for determination of sugar. *J.biol.Chem.* 41, 367-374.
- FOLIN, O. 1929. Two revised copper methods for blood sugar determination. *J.biol.Chem.* 82, 83-93.
- FRISCH, K.v. 1934. Über den Geschmackssinn der Bienen. Z.vgl. *Phys.* 21, 1-156.
- FRÜBRICH, G. 1940. Untersuchungen über Vitaminbedarf und Wachstumsfaktoren bei Insekten. Z.vgl.*Phys.* 27, 335-383.
- GEITLER, L. 1944. Der Bau der Riesenkerne des Elaiosoms von *Corydalis cava*. *Chromosoma* 2, 544-548.
- GEITLER, L. 1949. Ergebnisse und Probleme der Endomitoserforschung. *Österr.bot.Zs.* 95, 277-299.
- GEITLER, L. 1950. Notitzen zur endomitotischen Polyploidisierung in Trichocyten und Elaiosomen sowie über Kernstrukturen bei *Gagea lutea*. *Chromosoma* 3, 271-281.
- GLICK, D. 1949. *Techniques of histo- and cytochemistry*. New York-London.
- GOEBEL, K. 1882. *Grundzüge der Systematik und speziellen Pflanzenmorphologie*. Leipzig.
- GOEBEL, K. 1924. *Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Bedeutung*. 2. Aufl. Jena.
- GOEBEL, K. 1933. *Organographie der Pflanzen*. 3. Aufl. Bd.3. Jena.
- GOETSCH, W. 1937. *Die Staaten der Ameisen*. Berlin.
- GORBACH, G. 1956. *Mikrochemisches Praktikum*. Berlin.
- GÜRKE, M. 1897. *Borraginaceae* In: Engler, A. u.K.Prantl, *Pflanzenfamilien* 4, 3a, 71-131.
- GUSULEAC, M. 1938. Der genetische Standpunkt in der Taxonomie der Früchte. *Bul.fac.sti.Cernauti* 12, 206-210.

- HEIMERL, A. 1889. Phytolaccaceae, in: Engler, A. u.K.Prantl, Pflanzenfamilien 3, 1b, 1-14.
- HEINRICHER, E. 1909. Die grünen Halbschmarotzer V. *Melampyrum*. Jb.wiss.Bot. 46, 273-376.
- HEIDER, R.J. 1958. The excretion of carbohydrates. Hdb.Pflanzenphysiologie 6, 978-990. Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- HILDITCH, T.P. 1952. Pflanzliche Samen- und Fruchtfette: Endeavour, 11, 173-182.
- HIRT, W. 1906. Semina scobiformia. Diss.Zürich. Mitt.aus Bot. Museum Univ.Zürich 30, 1-108.
- HÖCK, F. 1897. Valerianaceae, in: Engler, A. u.K.Prantl, Pflanzenfamilien, 4, 4, 172-182.
- HOFMEISTER, W. 1859. Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen I. Abh.Math.-Phys.königl. Sächs.Ges.Wiss. 4, 533-672.
- HOLZNER, D. 1902. Die Caruncula der Samen von *Polygala*. Flora 90, 343-344.
- HUBER, B. 1942. Die Siebröhren der Pflanzen als Nahrungsquelle fremder Organismen und als Transportbahnen von Krankheitskeimen. Biol.generalis 16, 310-343.
- IHERING, H.v. 1907. Die Cecropien und ihre Schutzameisen. Englers bot.Jahrb. 39, 666-714.
- KARRER, W. 1958. Konstitution und Vorkommen der organischen Pflanzenstoffe. Basel und Stuttgart.
- KERNER, A.v. 1891. Pflanzenleben. 2.Bd. Leipzig und Wien.
- KIRCHMAYR, H. 1908. Die extrafloralen Nektarien von *Melampyrum*. Sitzungsber.Akad.Wiss.Wien, math.-nat.Klasse 147, 439-452.
- KRATZER, J. 1918. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Cucurbitaceen auf Grund ihrer Samenentwicklung. Flora 110, 275-343.

- KÜSTER, E. 1925. Pathologische Pflanzenanatomie. 3.Aufl. Jena.
- LIEB, H. u.F.WEBER. 1949. Aneurin im Beltschen Körperchen. *Phyton* (Graz) 1, 122-129.
- LINSKENS, H.F. 1959. Papierchromatographie in der Botanik, 2. Aufl. Berlin.
- LÖHR, E. 1953. Die Zuckerarten im Blutungssaft von *Betula* und *Carpinus*. *Physiol. Plantarum* (Copenh.) 6, 529-532.
- LUNDSTRÖM, A.N. 1887. Pflanzenbiologische Studien II. *Nova Acta Reg.Soc.Sci.Upsaliensis Ser.III*, 13, 1-88.
- LÜTTGE, U. 1960. Die Zusammensetzung des Nektars und der Mechanismus seiner Sekretion. Diss.Darmstadt.
- MÄGDEFRAU, K. 1960. Vom Orinoco zu den Anden. Vierteljahresschr.naturf.Ges.Zürich 105, 49-71.
- MATTHES, D. 1960. Sozialesekrete und ihre Rolle im sexualbiologischen Geschehen. *Naturw.Rundschau* 13, 299-301.
- MEARA, M.L. 1957. The fats of higher plants. Hdb.Pflanzenphysiologie 7, 10-49.Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- MIEHE, H. 1931. Ameisenpflanzen. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 2. Aufl. Bd.1.Jena
- MORTON, F. 1912. Die Bedeutung der Ameisen für die Verbreitung der Pflanzensamen. *Mitt.naturw.Ver.Univ.Wien*, Jahrgang 1912, 7, 77-85, 9, 101-112.
- MOTHES, K. u.L.ENGELBRECHT. 1957. Über Blatthonigtau. *Flora* 145, 132-145.
- MÜLLER, F. 1876. Über das Haarkissen am Blattstiel der *Imbauba* (*Cecropia*) etc. *Fr.Müller, Werke* 1, 528-531 (1915) Jena.
- MÜLLER, Fr. 1880. Die *Imbauba* und ihre Beschützer. *Fr.Müller, Werke* 2, 850-856 (1915) Jena.
- NEGER, F.W. 1910. Neue Beobachtungen an körnersammelnden Ameisen. *Biol.Cbl.* 30, 138-150.

- EGGER, F.W. 1913. Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage. Stuttgart.
- ETOLITZKY, F. 1926. Anatomie der Angiospermen-Samen. Hdb. Pflanzenanatomie 10, Berlin.
- IEUWENHUIS-v.ÜXKÜLL-GÜLDENBRAND, M. 1907. Extraflorale Zucker-ausscheidungen und Ameisenschutz. Ann.Jard.bot.Buitenzorg, 2.Ser. 6, 195-328.
- OWOTNY, A., LÜDERITZ, O. u.WESTPHAL, O. 1958. Rundfilterchromatographie langkettiger Fettsäuren bei der Analyse bakterieller Lipopolysaccaride. Biochem.Z.330, 47-52.
- FFHAUS, K. 1940. Der Einfluß von wachstumsfördernden Faktoren auf die Insektenentwicklung unter besonderer Berücksichtigung der Phytohormone. Z.vgl.Phys. 27, 384-428.
- LBERS, A. 1887. Om fruktväggens bygnad hos Borragineerna. Bihang k.svenska vet.-akad.Handlingar. 13, Afd.3, 2, 1-33.
- AX, F. 1889. Aizoaceae. In: Engler, A. u.K.Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien 3,1b, 33-51.
- AX, F. 1896. Euphorbiaceae. In: Engler, A. u.K.Prantl, Pflanzenfamilien 3,5, 1-119.
- FEIFFER, A. 1891. Die Arillargebilde der Pflanzensamen. Englers bot.Jahrb. 13, 492-540.
- FEIFFER, H. 1928. Pflanzliche Trennungsgewebe. Hdb.Pflanzenanatomie 5. Berlin.
- IJL, L. van der. 1955. Sarcotesta, aril, pulpa and the evolution of the angiosperme fruit. Proc.Kon.Nederl.Akad.Wetensch. Amst. 58, 154-161, 307-312.
- LANCHON, M.J.E. 1845. Des vrais et des faux arilles. Anal.d.sci. nat.3, 3, 275-312.
- ETTIG, E. 1904. Ameisenpflanzen-Pflanzenameisen. Beih.bot. Cbl. 17, 89-122.
- UDLEY, H.N. 1930. The dispersal of plants throughout the world. Ashford.

- ROMEIS, B. 1948. Mikroskopische Technik. München.
- ROTHMALER, W. 1958. Exkursionsflora v. Deutschland. Berlin.
- SCHARFETTER, R. 1953. Biographien von Pflanzensippen. Wien.
- SCHIMPER, A.F.W. 1888. Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im trop. Amerika. Jena. Bot. Mitteil.a.d. Tropen. Heft 1
- SCHMIDT, A. 1938. Geschmackaphysiologische Untersuchungen an Ameisen. Z.vgl.Phys. 25, 3, 51-378.
- SCHOENICHEN, W. 1923. Mikroskopische Untersuchungen zur Biologie der Samen und Früchte. Biologische Arbeit 17.
- SCHWARZ, J. u.A.KOCH. 1954. Vergleichende Analyse der wichtigsten Wachstumsvitamine des Blütenpollens etc. Wiss. Z.Univ.Halle, Math.-Nat. 4, 7-20.
- SCHWEIGER, J. 1905. Beitr.z.Kenntn.der Samenentwicklung der Euphorbiaceen. Flora 94, 339-379.
- SERNANDER, R. 1906. Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. K.svenska vet.-akad.Handl.41, 7, 1-410.
- SMITH, F.H. u.E.C.SMITH. 1942. Floral anatomy of the Santalaceae and some related forms. Oregon State Monographs, Studies in Bot. 5, 1-93.
- SZEMES, G. 1943. Zur Entwicklung des Elaiosomes von Chelidonium. Österr.bot.Zs. 92, 215-219.
- TAKHTAJAN, A. 1959. Die Evolution der Angiospermen. Jena.
- TROLL, W. 1932. Morphologie der schildförmigen Blätter, Planta 17, 143-314. .
- TROLL, W. 1957. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie, 2. Band. Jena.
- ULBRICH, E. 1919. Deutsche Myrmekochoren. Leipzig und Berlin.
- ULBRICH, E. 1928. Biologie der Früchte und Samen. Berlin.
- ULE, E. 1906. Ameisenpflanzen. Englers bot.Jahrb.37, 335-352.
- UPHOF, J.C.Th. 1942. Ecological relations of plants with ants and termites. Bot.Revue 8, 563-598.

- VERSCHAFFELT, E. 1909. Pflanzenstoffen en mieren. Pharmac. Weekbl. Jahrg. 1909 Nr.36.
- WASMANN, E. 1903. Zur näheren Kenntniss des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen- und Termitengästen. Biol.Cbl.23, 63-72, 195-207, 232-248, 261-276, 298-310.
- WASIUTA, U. 1949. Über Vitamin C in der Pflanze. Österr.bot. Zs. 96, 201-220.
- WEBER, F. 1941. Vitamin C-Gehalt der Myrmekochoren-Garuncula. Protoplasma 36, 147-148.
- WEBER, F. 1943. Vitamin C-Gehalt des Jeffersonia-Arillus und der Beltschen Körperchen. Protoplasma 38, 314-315.
- WEBER, F. 1951. Impatiens-Nektar. Phytion 3, 110-111 (Graz).
- WEISS, E. 1908. The dispersal of fruit and seeds by ants. New Phytologist 7, 23-28.
- WHEELER, W.M. 1922. Ants of the Belgian Congo. Bull. of the am.Mus.of nat.History 45, 1-1139.
- WINKLER, H. 1939. Versuch eines "natürlichen" Systems der Früchte. Beitr.Biol.Pflanzen 26, 201-220.
- WYKES, G.R. 1951. An investigation of the sugars present in the nectar of flowers of various species. New Phytologist 51, 210-215.
- WYKES, G.R. 1953. The sugar content of nectars. Biochem.Journ. 53, 284-296.
- WIEGENSPECK, H. 1954. Zur Biologie unseres Naturschutzwaldes. Schwäb.Blätter f.Volksbildung u.Heimatspflege 4,
- WIEGENSPECK, H. 1957. Die lipoiden Oberfläche der Samen der Juncus-Arten und die lipoiden Oberfläche der Vogelfedern. Augsburg. Manuskript.
- WIEGLER, H. 1956. Untersuchungen über die Leitung und Sekretion der Assimilate. Planta 47, 447-500.
- WOBEBLEIN, G. 1954. Versuche zur Feststellung des Honigtau-ertrages von Fichtenbeständen mit Hilfe von Waldameisen. Zs.angew.Entomol. 36, 358-362.

Erläuterungen zu einzelnen Abbildungen.

Abb.12:Puschkinia:

- a)Samenanlage längs,Mikropylargegend;f=Funikulus,ii=Innenintegument,ai=Außenintegument.
- b)Testa einer Samenanlage längs;s=Sarkotestamutterzelle, i₁ bis i₃ Schichten des Außenintegumentes.
- c)Testa einer Samenanlage quer.
- d)Testa des reifen Samen;s'=Uhrglaszelle der Sarkotesta,Fetteinlagerung in der Zellwand,i₁ bis i₃ wie bei b).

Abb.13:Galanthus nivalis:

- a)Samenanlage längs;Ch =Chalaz-
- b)Elaiosom längs mit zahlreichen Öltröpfchen (F).

Abb.14:Luzula pilosa:

- a)Entwicklungsstadien der Samenanlage;punktiert die Chalazaregion,die zum Elaiosom wird (Ch).
- b)Elaiosom längs mit Öltröpfchen (F) und Stärkekörnern (S).

Abb.15:Luzula pilosa:

Mikropylarregion des reifen Samen

Abb.16:Luzula campestris:

Mikropylarregion des reifen Samen

Abb.19:Iris ruthenica:

Elaiosom längs,F=Fett,L=Leitbündel.

Abb.20:Helleborus:

- a)Samenanlage längs (punktiert der Bereich des späteren Elaiosomes)
- b)Ausschnitt aus dem Rapheteil der Samenanlage
- c)Elaiosom quer

Abb.22:Asarum:

- a)junge Samenanlage längs (punktiert der Bereich des späteren Elaiosomes)
- b)reifer Same längs

Abb.23:Asarum:

Reifer Same quer.

Abb.25:Chelidonium:

a)Samenanlage längs (punktiert Bereich des späteren Elaiosomes

b)Elaiosom des reifen Samen längs,F=Fett,S=Stärke.

Abb.26:Stylophora:

Schlauchzellen des Elaiosomes.

Abb.28:Corydalis:

Elaiosom längs,F=Fett.

Abb.29:Reseda:

Elaiosom längs,F=Fett,T=Tüpfel in den Zellwänden der Samenschale.

Abb.31:Moehringia trinervia:

a)zwei Stadien der Ontogenie,f=Funikulus,t=Testa.

b)Elaiosom des reifen Samen längs,F=Fett,O=Oxalatdrusen.

Abb.32:Primula vulgaris:

Längsschnitt durch das Elaiosom,F=Fett,G=mit gelben Inhalt angefüllte Zellen.

Abb.34:Sarothamnus:

a)Samenanlage längs(punktiert der Bereich des späteren Elaiosomes,gestrichelte Linie Schnittrichtung von b)).

b)Elaiosom des reifen Samen,F=Fett.

Abb.36:Scilla:

Elaiosom längs,F=Fett,O=Oxalatraphiden,I=Interzellularen.

Abb.39:Euphorbia cyparissias.

Abb.40:Euphorbia amygdaloides.

Abb.41:Euphorbia exigua.

Abb.42:Euphorbia helioscopia.

Abb.43:Mercurialis perennis.

Abb.44:Polygala:

Elaiosom längs,Fettspeicherung in der Zellwand,F= Fett, S=Stärke,O=Oxalatkristalle.(bei Abb.39 mit 44).

Abb.45:Melampyrum:

Entwicklung des Elaiosomes, Ch=Chalaza, Ei=Eizelle, En=Endosperm:
H=Haustorium, I=Integument, KE=Keimlingsendosperm, El.E.=
Elaiosomenendosperm, Em.=Embryo, M=Mikropyle.

Abb.47:Melampyrum:

Elaiosom längs, F=Fett, Sch=~~S~~Scheidengewebe.

Abb.49:Lathraea:

Elaiosom längs, F=Fett, S=Stärke.

Abb.50:Anemone hepatica:

Elaiosom längs, F=Fett.

Abb.51:Anemone nemorosa:

Elaiosom längs, F=Fett, S=Stärke.

Abb.52:Adonis vernalis:

Elaiosom längs, Leitbündel des Karpelles nur teilweise in
der Schnittebene liegend, F=Fett, S=Stärke.

Abb.53:Ranunculus ficaria:

Elaiosom längs, Leitbündel des Karpelles nur teilweise in der
Schnittebene liegend, F=Fett, S=Stärke.

Abb.54:Lamium:

a)Fruchtknotenwand

b)Fruchtwand im gleichen Maßstab, z_1 bis z_7 Epikarpzellen,

D=Diskus.

Abb.55:Balota nigra:

Elaiosom, z_1 bis z_{13} basale Epikarpzellen.

Abb.57:Symphytum:

Entwicklung des Elaiosomes, punktiert der Bereich des späteren
Elaiosomes, Figur d zeigt eine anormale Diskusbildung, das
Kreuz bezeichnet die Lage der Mikropyle.

Abb.58:Symphytum:

Elaiosom der reifen Klause

Abb.59:Pulmonaria:

Elaiosom der reifen Klause, F=Fett.

Abb.60:Anchusa:

Elaiosom der reifen Klause

Abb.61Rosmarinus:

Elaiosom der reifen Klause, D=Diskus.

Abb.62:Ajuga:

Elaiosom der reifen Klause, Dhz=Dehissenzstelle, K=basaler Teil der Klause.

Abb.64:Potentilla alba:

Elaiosom längs.

Abb.65:Potentilla sterilis:

Elaiosom längs, F=Fett.

Abb.66:Knautia silvatica:

Elaiosom längs, F=Fett, O=Oxalatdrusen.

Abb.67:Centaurea cyanus:

Elaiosom längs

Abb.68:Centaurea cyanus:

Elaiosom quer

Abb.69:Carduus nutans:

Elaiosom längs

Abb.70:Melica nutans:

Elaiosom

a) Längsschnitt durch den zum Elaiosom umgebildeten sterilen Ährchenteil, d_1 bis d_4 Deckspelzen der vier verkümmerten Blüten, v_1 einzige ausgebildete Vorspelze.

b) Äußeres Gewebe zwischen den Nodien.

c) Gewebe im Nodium.

Abb.75:Fedia cornucopiae:

Vergleich von Elaiosomen- (a), Schalen- (b), Flügel- (c) und eingefassten Früchten (d), punktiert der fetthaltige Teil des Perikarpes, schraffiert Luftgewebe, dunkel getönt das fertile Fruchtfach.

Abb.76:Fedia cornucopiae:

Elaiosomenfrucht quer, F=Fett.

Abb.78:Viola biflora:

Samenanhang längs

Abb.79:Viola palustris:

Samenanhang längs

Abb.80:Viola arvensis:

a) Samenanlage längs, schraffiert Bereich des späteren Elaiosomes (nach GOEBEL 1822 verändert).

b) Viola lutea, Längsschnitt durch das Elaiosom.

Abb.81:Viola elatior:

Elaiosom längs.

Abb.82:Viola odorata:

Elaiosom längs, F=Fett.

L e b e n s l a u f

Am 19.1.1935 wurde ich, Andreas Bresinsky, als Sohn des damaligen Fabrikdirektors Walter Bresinsky und seiner Ehefrau Gerda, geb. v. Riekhoff in Reval/Estland geboren.

Im Jahre 1939 kam ich im Zuge der Umsiedlung der Baltendeutschen nach Leslau an der Weichsel (damaliger Warthegau).

In Leslau besuchte ich von 1941 bis 1945 die Volksschule. Von Weihnachten 1945 bis Ostern desselben Jahres erschlugen mich die Kriegseignisse von Leslau über Belgard (Pommern) und Rostock nach Lübeck, wo ich 1946 die Volksschule beendete und in die Oberschule zum Johanneum eintrat. Von 1947 bis 1954 besuchte ich die Oberrealschule in Augsburg, da mein Vater hier eine Stellung gefunden hatte.

Seit dem Wintersemester 1954/55 bin ich an der Ludwig-Maximilian-Universität immatrikuliert. Seit Sommersemester 1957 habe ich an der vorliegenden Dissertation unter Anleitung von Professor Dr. K. Mägdefrau gearbeitet.

Seit April 1958 bin ich als wissenschaftliche Hilfskraft am Botanischen Institut tätig. Seit Mai 1958 gehöre ich der Studienstiftung des deutschen Volkes an.

Meine akademischen Lehrer waren die Professoren und Dozenten: Beutler †, Brauner, Bukatsch, v. Dehn, Fehn, Frisch, Gessner, Gerlach, Huisgen, Jacobs, Jaenicke, Kohnemann, Kandler, Laatsch, Louis, Lynen, Mägdefrau, Maucher, Mull †, Merxmüller, Poelt, Wiberg, Wüst, Ziegler.

